

ZEITSCHRIFT FÜR MORPHOLOGIE UND ÖKOLOGIE DER TIERE

REDIGIERT VON

P. BUCHNER UND P. SCHULZE
LEIPZIG ROSTOCK

32. BAND, 4. (SCHLUSS-) HEFT
MIT 36 TEXTABBILDUNGEN (58 EINZELBILDERN)
(ABGESCHLOSSEN AM 1. APRIL 1937)



BERLIN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1937

Die

Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere

steht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der im Titel genannten Arbeitsrichtungen offen.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos, in einzeln berechneten Heften; mit 40 bis 50 Bogen wird ein Band abgeschlossen.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von RM. 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle RM. 60.— für eine Arbeit.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht, und zwar bis zum 31. Dezember desjenigen Kalenderjahres, das auf das Jahr des Erscheinens folgt. Hieraus ergibt sich, daß grundsätzlich nur Arbeiten angenommen werden können, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit zusammen 40 Sonderdrucke unentgeltlich. Weitere 160 Exemplare werden, falls bei Rücksendung der 1. Korrektur bestellt, gegen eine angemessene Entschädigung geliefert. Darüber hinaus gewünschte Exemplare müssen zum Bogennettopreise berechnet werden. Mit der Lieferung von Dissertationsexemplaren befaßt sich die Verlagsbuchhandlung grundsätzlich nicht; sie stellt jedoch den Doktoranden den Satz zur Verfügung zwecks Anfertigung der Dissertationsexemplare durch die Druckerei.

Es ist dringend erwünscht, daß alle Manuskripte in deutlich lesbarer Schrift, am besten Schreibmaschinenschrift (mit mindestens 3 cm breitem freien Rand) eingelefert werden. Die Manuskripte müssen wirklich druckfertig eingelefert werden; bei der Korrektur sollen im allgemeinen nur Druckfehler verbessert und höchstens einzelne Worte verändert werden.

Aufnahmebedingungen siehe III. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. P. Buchner, Leipzig, Zoologisches Institut der Univ., Talstr. 33
oder an

Professor Dr. P. Schulze, Rostock, Zoologisches Institut.

Die Herausgeber

Buchner Schulze

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin W 9, Linkstr. 22/24

32. Band

Inhaltsverzeichnis.

4. Heft
Seite

PETERS, HANS, Studien am Netz der Kreuzspinne (<i>Aranea diadema</i>). 1. Die Grundstruktur des Netzes und Beziehungen zum Bauplan des Spinnenkörpers. Mit 16 Textabbildungen (17 Einzelbildern)	613
SCHMIDT, G. A., Vergleichend embryologische Studien über die Typen der Embryonalanpassungen bei Hirudineen und Nemertinen. Mit 5 Textabbildungen (10 Einzelbildern)	650
BECKER, ERICH, Über das Pterinpigment bei Insekten und die Färbung und Zeichnung von <i>Vespa</i> im besonderen. Mit 14 Textabbildungen (30 Einzelbildern)	672
KRAMER, GUSTAV, Beobachtungen über Paarungsbiologie und soziales Verhalten von Mauereidechsen. Mit 1 Textabbildung	752
Autorenverzeichnis	784

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Münster i. W.)

STUDIEN AM NETZ DER KREUZSPINNE
(ARANEA DIADEMA.)

1. DIE GRUNDSTRUKTUR DES NETZES UND BEZIEHUNGEN ZUM
BAUPLAN DES SPINNENKÖRPERS

Von

HANS PETERS.

Mit 16 Textabbildungen (17 Einzelbildern).

(Eingegangen am 5. November 1936.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	613
Material und Technik	614
Die Form der Netzfläche	616
Die Lage der Nabe innerhalb der Netzfläche	621
Die Warte und die freie Zone	623
Die Anordnung der Radialfäden	626
Der Bauplan des Körpers und der Bauplan des Netzes	633
Zusammenfassung und Ausblick	648
Literaturverzeichnis	649

Einleitung.

Es gibt Lebenserscheinungen, in denen mehrere große Probleme gleichsam in einem Punkt zusammengedrängt sind. So sehen wir im Spinnennetz und insbesondere in seiner höchstentwickelten Form — dem Radnetz — ein Gebilde, das uns unmittelbar an verschiedene Fragen der allgemeinen Biologie heranzführt.

Wie ist es möglich, daß die junge Spinne ihr Netz gleich das erstemal in seiner ganzen komplizierten Struktur aufführt? Wir wissen keine andere Antwort, als daß wir das Unbekannte „Instinkt“ nennen. Wir bewundern die Harmonie, die wir in der Gliederung der Netzfläche zu erkennen glauben. Aber wir können nicht angeben, welche Besonderheiten der Gliederung es denn sind, die wir „Harmonie“ nennen. Und Harmonie ist eigentlich noch so wenig ein im strengen Sinn naturwissenschaftlicher Begriff wie Instinkt.

Ferner: Denken wir an die geringe Entwicklung des Gesichtssinns bei den Radnetzspinnen und daran, daß die meisten von ihnen überhaupt nur nachts bauen, so erkennen wir im Netzbau eine Leistung des Tastsinns, dieses noch so wenig erforschten Sinnes. Da es sich offenbar um räumliche Wahrnehmungen des Getastes handelt, könnten Beobachtungen am Spinnennetz vielleicht auch Beiträge zu den in der Psychologie des Menschen schon öfter bearbeiteten Problemen der Beziehungen zwischen Sehraum und Tastraum liefern.

An Problemen ist kein Mangel. Die Schwierigkeit liegt darin, sie für den naturwissenschaftlichen Zugriff überhaupt einmal erst faßbar zu machen. Wenn ich darin die Aufgabe meiner Untersuchungen sehe, so weiß ich wohl, daß wenig Aussicht besteht, so schwer zu erreichenden Zielen wirklich näher zu kommen. Aber auch Ziele, die zunächst in unerreichbarer Ferne liegen, können doch die Richtung der Forschungsarbeit bestimmen.

Bewußt habe ich den Titel „Studien“ gewählt. Denn ich kann es mir nicht zur Aufgabe setzen, die Untersuchung stets soweit zu treiben, wie es vielleicht als möglich erscheinen sollte. Es kommt mir vielmehr zunächst darauf an, das Gebiet nach den verschiedenen Richtungen abzutasten.

In dieser ersten Arbeit beginne ich damit, das Netz hinsichtlich seiner Struktur einmal genauer zu untersuchen. Denn wirklich gründliche und exakte Messungen sind bisher noch nicht angestellt worden. Zwar hat WIEHLE in seinen bekannten Untersuchungen schon viel Vorarbeit geleistet. Er ist auch meines Wissens der einzige Autor, der eingehende Spezialuntersuchungen von einem höheren, wichtigen Gesichtspunkt angestellt hat, nämlich dem phylogenetischen. Aber es kam ihm demgemäß wohl nicht so sehr darauf an, die Struktur des Netzes im einzelnen Fall bis in alle Feinheiten zu verfolgen. Er hat vielmehr durch Beschreibung einer großen Anzahl verschiedenster Netztypen ein reiches Material für vergleichende Untersuchungen gesammelt. Auf diese Arbeiten, wie auch auf die sonst schon vorliegenden zahlreichen Untersuchungen soll später von Fall zu Fall, wie es die Behandlung der verschiedenen Fragen erfordert, eingegangen werden.

Material und Technik.

Als Untersuchungsobjekt dient in allererster Linie die Kreuzspinne *Aranea diadema*. Sie ist reichlich zu beschaffen und leicht zu halten. Auch bleibe ich bei diesen neuen Arbeiten gern bei dem Objekt, mit dem ich schon früher sinnesphysiologisch experimentiert habe, damit nach und nach ein abgerundetes Bild vom Sinnesleben dieses Tieres entsteht. Zum Vergleich sollen aber von Fall zu Fall auch andere Radnetzspinnen herangezogen werden. In dieser ersten Studie sind das *Aranea undata*, *Argiope brünnichii*, *Zilla litterata* und *Meta reticulata*. *Argiope brünnichii* verdanke ich der Freundlichkeit von Herrn Dr. WIEHLE, der mir eine Anzahl Tiere aus dem Tessin schickte. Die anderen Arten sind bekanntlich leicht zu beschaffen; Fundortangaben findet man z. B. bei WIEHLE¹. In der Nomenklatur folge ich diesem Autor.

Die Spinnen wurden frei im Zimmer gehalten. Sie ließen im allgemeinen nicht lange mit dem Netzbau auf sich warten. Eine Ausnahme macht *Meta reticulata*; man hält sie besser im Garten. Einzelne Tiere konnten lange Zeit im Laboratorium beobachtet werden, manche bis zu vielen Monaten. Kleine Spinnen wurden mit *Drosophila* gefüttert, größere in Ermangelung anderer Nahrung mit Mehlwürmern. Wichtig ist, den Tieren von Zeit zu Zeit mit der Pipette etwas Wasser zu geben.

¹ WIEHLE: Tierwelt Deutschlands, 1931.

Zur exakten Untersuchung mancher Fragen hat sich das photographische Verfahren als unerläßlich erwiesen. Zur Aufnahme und auch zu anderen Zwecken wurden die Netze nach der in meiner Arbeit von 1932 (S. 241) geschilderten Methode in rechteckige oder quadratische Holzrahmen eingespannt. Denn die Spinnen bauen kaum je ein Netz in einen Rahmen, den man ihnen zur Verfügung stellt. Eine Ausnahme machen allerdings junge bis etwa halbwüchsige Exemplare von *Aranea diadema* und ebenso alle Stadien von *Zilla litterata*.

Wenn man Netze junger Kreuzspinnen in einen Rahmen spannt, benutzt ihn das Tier fast stets am nächsten Tage für das neue Netz, und so bleibt es oft längere Zeit. *Zilla litterata* überträgt man zweckmäßig vorsichtig mit ihrem Schlupfwinkel, etwa einem ver-spinnenen Blatt, und befestigt ihn in einer Ecke des Rahmens. Künftig baut das Tier dann seine Netze von jenem Schlupfwinkel aus in den Rahmen ein.

Zur photographischen Aufnahme wurde das Netz vor einen großen, innen geschwärzten Kasten ($0,75 \times 0,75 \times 0,75$ m) gestellt, wie ihn ähnlich schon Comstock gebraucht hat. Derselbe war auch auf der Vorderseite bis

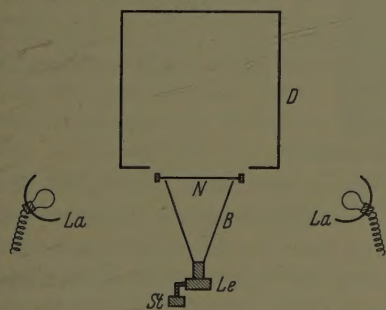


Abb. 1.

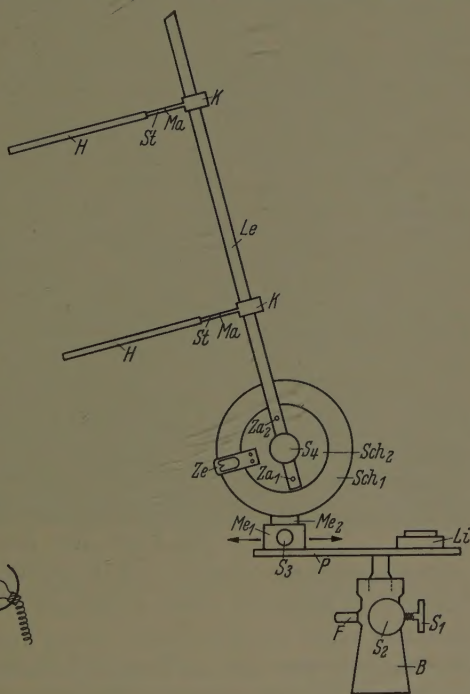


Abb. 2.

Abb. 1. Anordnung zur photographischen Aufnahme des Spinnnetzes. Ansicht von oben, Schema. *D* Dunkelkasten, *N* Netz, in Rahmen eingespannt, *Le* Leica-Kamera am Stativ *St* und mit Einstellgerät Beooy *B*, *La* Lampen.

Abb. 2. Instrument zum Messen des Neigungswinkels der Netzebene. Erklärung im Text.

auf eine quadratische Öffnung ($0,48$ m) geschlossen, so daß von den beiden seitlich aufgestellten 500 W-Lampen kaum Licht einfallen konnte. Abb. 1 zeigt die ganze Anordnung in der Ansicht von oben.

Als Kamera wurde die „Leica“ mit dem Objektiv „Elmar“ benutzt, in Verbindung mit den Vorsatzlinsen Nr. 2 und 3 und dem Einstellgerät „Beooy“. Das Einstellgerät „Belun“ ermöglicht die Aufnahme der Spinnen in natürlicher Größe. Die Vorsatzlinse Nr. 2 reicht gerade zur Aufnahme des Netzes einer adulten Kreuzspinne. Eine besondere Prüfung ergab, daß die sphärischen Abweichungen bei allen Linsenkombinationen so gering sind, daß sie vernachlässigt und die Positive ohne weiteres zum Ausmessen der Netze benutzt werden können. Als Negativmaterial diente der „Fliegerfilm“ von Perutz, ein sehr feinkörniger Film, der

kontrastreich arbeitet. Die Negative wurden auf das Format 9×12 und 13×18 cm vergrößert. Zur Reproduktion wurden die Linien wo nötig nachgezogen.

Da es im Laufe der Untersuchung nötig wurde, die Neigungswinkel der Netzebene gegen die Vertikale zu messen, habe ich ein Instrument konstruiert, mit dem man derartige Messungen bequem und genau ausführen kann (s. Abb. 2). Auf einem Messingblock B ist eine Platte P angesetzt, die die Libelle Li und das Messingstück Me_1 trägt. Da der Block ein Kugelgelenk enthält, mit dem federnden Widerlager bei F , kann die Platte durch Drehen der Stellschrauben S_1 und S_2 in vollkommen horizontale Lage gebracht werden. In das Messingstück Me_1 paßt genau ein zweites, längeres Me_2 , das mit der Schraube S_3 festgestellt wird. An ihm ist die Kreisscheibe Sch_1 befestigt, die an ihrem Rande in Grade eingeteilt ist (Teilung nicht eingezeichnet). Eine kleinere Scheibe Sch_2 ist gegen die erste drehbar. Sie trägt eine 40 cm lange Eisenleiste Le und einen Zeiger Ze , der ihre Neigung gegen die Vertikale bei horizontaler Einstellung der Grundplatte genau anzeigt. Mittels der Schraube S_4 läßt sich der drehbare Teil feststellen. Dreht man die Schraube ganz heraus, so kann man die Leiste Le abnehmen, denn sie ist nur lose in die Zapfen Za_1 und Za_2 eingelassen. Diese Möglichkeit ist für einen bequemen Transport wichtig. An der Leiste Le befinden sich zwei Stäbe St , die mittels der Klemmen K befestigt und verschoben werden können. Sie tragen je eine Hülse H , die sich an ihnen verschieben und mittels Markierungen Ma , von denen eine zu sehen ist, auf gleiche Distanzen einstellen lassen. Zum Gebrauch wird das Gerät auf ein Photostativ geschraubt. Die Stäbe bringt man in eine der Größe des Netzes entsprechende Entfernung voneinander. Durch Verschieben des Stativs, Drehen der Leiste und Verschieben der Hülse wird das Instrument so eingestellt, daß die Enden der Hülsen die Netzebene berühren. Bei horizontaler Anordnung der Grundplatte gibt der Zeiger den Neigungswinkel auf schätzungsweise $\pm 1^\circ$ genau an. — Zur Erhöhung der Handlichkeit des Geräts würde es sich vielleicht empfehlen, das Messingstück Me_1 als Schlitten einzurichten, derart, daß es sich in der Richtung der Pfeile verschieben läßt.

Die Form der Netzfläche.

Die Netzfläche gliedert sich in die Warte, die „freie Zone“ und den Fangbereich (Abb. 3). Der außerhalb des Fangbereichs liegende Teil wird hier nicht berücksichtigt; wenn von der Netzfläche die Rede ist, ist stets nur der vom äußersten Umgang der Spirale des Klebfadens umgrenzte Bereich gemeint. Erwähnt sei noch, daß die Bezeichnung freie Zone andeutet, daß hier nur radiale, aber keine konzentrischen Fäden verlaufen.

Nach WIEHLE hat die Fläche des Kreuzspinnennetzes „kreisförmigen Gesamtcharakter“. Die genaue Untersuchung zahlreicher Netze lehrt jedoch, daß sie keineswegs eine Kreisfläche darstellt, sondern in der Vertikalrichtung zur Gestalt einer Ellipse ausgezogen ist.

Dividieren wir die große Achse dieser Ellipse durch ihre kleine Achse, so erhalten wir einen Quotienten, der ein Maß für die Abweichung von der Kreisgestalt bietet. Ich nenne ihn den Achsenquotienten. Ich habe ihn an insgesamt 74 Netzen der etwa halbwüchsigen Spinne Nr. 204 und der Spinne Nr. 203 in verschiedenen aufeinanderfolgenden Häutungsstadien berechnet. Er beträgt im Mittel 1,24, schwankt aber nach den einzelnen Netzen recht beträchtlich.

Gemessen wurde also die Ausdehnung der Netzfläche längs der Schnittlinie der Netzebene mit jener *vertikalen* Ebene, die man sich durch die Nabe gelegt denken kann; das ist die große Achse. Als kleine Achse wurde die Schnittlinie mit der durch die Nabe gehenden *horizontalen* Ebene genommen. Bezüglich der Messung der Spinnengröße sei auf S. 626 verwiesen.

Die Messungen sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Dort findet man auch die minimalen und maximalen Werte der Quotienten der Netze einer Gruppe. Die Gruppen umfassen die Netze ein und desselben Größenstadiums der Spinnen.

Es fragt sich, worauf die Schwankungen der Achsenquotienten beruhen. Zum Teil ist die Netzform ohne Zweifel von den Raumverhältnissen abhängig, denen sich die Spinne beim Netzbau anpassen muß. So hatte das Netz von Spinne Nr. 204 mit dem Achsenquotienten 11,1 nach unten nicht genügend Ausdehnungsmöglichkeit, und entsprechend läßt sich an vielen anderen Netzen eine starke Abweichung vom Mittelwert ohne weiteres erklären.

In vereinzelter Fällen legt die Spinne den Fangbereich größer an, als es der Größe des Rahmens entspricht, so daß Netze entstehen, wie Abb. 4 eins zeigt. Die Achsenquotienten die sich dann natürlich nicht mehr auf eine regelmäßige Ellipse beziehen, ändern sich selbstverständlich in solchen Fällen.

Daß aber auch bei vollkommen konstant bleibenden Raumverhältnissen die Achsenquotienten variieren, zeigen Beobachtungen an Spinnen,



Abb. 3. Netz einer fast adulten Kreuzspinne. Photo. *W* Warte, *Fr* Freie Zone, *F* Fangbereich. Die eingezeichneten Linien zusammen bezeichnen die große Achse der Netzfläche.

Tabelle 1. Achsenquotienten einer Anzahl Kreuzspinnennetze.

Nr. der Spinne	Länge der Spinne in mm	Minimaler Achsenquotient	Mittlerer Achsenquotient	Maximaler Achsenquotient	Anzahl der Netze
204	11,7	1,11	1,29	1,53	7
203	14,9	1,16	1,21	1,23	5
203	19,3	0,95	1,21	1,38	25
203	23,1	1,09	1,23	1,31	20
203	31,7	1,08	1,24	1,39	17

die in ein und demselben Holzrahmen mehrere Netze bauten. Die Netze, die Spinne Nr. 203 (im Größenstadium 14,9 mm) vom 16. 1. bis 21. 1. 36 in einen Rahmen von 423×473 mm Innenweite gebaut hat, hatten



Abb. 4. Netz einer halbwüchsigen Kreuzspinne (Nr. 203). Der Fangbereich ist größer angelegt als es der Größe des Rahmens entspricht, so daß der regelmäßige Umriß des Fangbereichs an der linken Seite gestört ist. Photo.

zwar einen ziemlich konstanten Achsenquotienten, nämlich 1,22, 1,16, 1,21, 1,23 und 1,23. Aber die beiden im übrigen sehr regelmäßigen Netze von Spinne Nr. 204 (Größenstadium 11,7 mm) am 2. 3. und 4. 3. im gleichen Rahmen 180×320 mm zeigten die Quotienten 1,36 und 1,53. Ferner hatten die Netze von Spinne Nr. 203 in einem Rahmen

470 × 420 mm die Quotienten 1,19, 1,28 und 1,22 (Größenstadium 19,3 mm) und in einem Rahmen 480 × 480 mm die Quotienten 1,31, 1,19, 1,36, 1,28 und 1,29 (Größenstadium 23,1).

Die Abhängigkeit der Netzform von der Neigung der Netzebene.

Ich habe schon in meiner Arbeit von 1933 darauf hingewiesen, daß die Ebene des Kreuzspinnen-Netzes gegen die Vertikale geneigt ist. Genaue Messungen konnte ich jedoch noch nicht mitteilen. Inzwischen habe ich die Neigungswinkel von 25 Netzen der Spinne Nr. 203 gemessen¹.

Tabelle 2. Neigung der Netzebene und Form der Netzfläche.

Laufende Nummer	Länge der Spinne	Ort des Netzes	Datum	Ausdehnung des Fangbereichs						Große Achse Kleine Achse	Neigungswinkel der Netzebene in °
				nach oben	nach unten	zusammen	nach rechts	nach links	zusammen		
1	7,6	425·475 mm	31. 7.	116	100	216	85	82	167	1,29	3
2		derselbe	4. 8.	143	126	269	95	105	200	1,34	2
3		255·255 mm	14. 8.	104	104	208	96	97	193	1,08 ²	26
4		frei	15. 8.	109	97	206	82	81	163	1,26	5
5	8,5	„	3. 8.	113	118	231	74	81	155	1,49 ³	2
6		255·253 mm	4. 8.	97	104	201	74	76	150	1,34	1
7		derselbe	5. 8.	85	76	161	71	76	147	1,10	23
8		„	8. 8.	67	90	157	80	85	165	0,95 ⁴	24
9	11,5	„	10. 8.	88	121	209	73	85	158	1,32 ⁵	1
10		„	11. 8.	72	69	141	59	69	128	1,12	26
11		375·425 mm	13. 8.	124	155	279	114	119	233	1,20	9
12		derselbe	14. 8.	128	146	274	100	115	215	1,27 ⁶	24
13	14,0	425·475 mm	—	193	152	345	127	134	261	1,32	13
14		derselbe	12. 8.	177	169	346	138	135	273	1,27	17
15		„	13. 8.	185	160	345	135	134	269	1,28	16
16		„	14. 8.	155	149	304	136	130	266	1,14	20
17	14,0	„	15. 8.	178	162	340	144	136	280	1,22	21
18		„	16. 8.	138	128	266	111	109	220	1,21	29

¹ Wenn die Netzfläche einmal nicht ganz eben war, wurde ihre mittlere Neigung abgeschätzt.

² Es ist nicht sicher, daß die Spinne der Netze Nr. 3 und 4 mit derjenigen identisch ist, die die Netze Nr. 1 und 2 gebaut hat.

³ Durch die Anordnung der Rahmenfäden war die Ausdehnung des Fangbereichs nach den Seiten behindert. Sonst wohl ein etwas niedrigerer Quotient (vgl. Abb. 4 und Erläuterung!).

⁴ Ausdehnung des Fangbereichs nach oben durch einen horizontalen Rahmenfaden behindert. Bei normalem Fadenverlauf Ausdehnung nach oben schätzungsweise 82 mm; Quotient dann 1,04.

⁵ Verlauf der Klebfäden durch die Anordnung des Rahmens rechts und links gestört. Bei störungsfreiem Verlauf schätzungsweise statt 85 mm 90 mm und statt 73 mm 81 mm, so daß Quotient 1,22.

⁶ Ausdehnung des Fangbereichs nach rechts gestört durch die Lage des Rahmenfadens. Bei normalem Verlauf rechts schätzungsweise 125 mm, so daß Quotient 1,14.

Es handelte sich dabei durchweg um Netze, bei denen die Raumverhältnisse der Spinne offensichtlich die Befestigung in beliebiger Neigung gestatteten. *Der Neigungswinkel schwankte zwischen 0° und 19° und betrug im Mittel $8,6^{\circ}$.* (Die Größenstadien der Spinne waren 23,1 und 31,7 mm.)

Zwischen den Achsenquotienten und den Neigungswinkeln des Netzes stellt sich eine interessante Beziehung heraus. *Mit steigendem Neigungswinkel werden die Achsenquotienten kleiner.* 24 Netze von Spinne Nr. 203 (Größenstadien 19,3—31,7 mm), mit einem Neigungswinkel von 0° bis 10° (im Mittel $3,9^{\circ}$) hatten einen mittleren Achsenquotienten 1,27; 20 Netze derselben Spinne mit einem Neigungswinkel 11— 20° (im Mittel $12,9^{\circ}$) dagegen hatten einen Achsenquotienten 1,21. Die Achsenquotienten der ersten Gruppe schwankten zwischen 1,39 und 1,13, die der zweiten Gruppe zwischen 1,30 und 1,08. Die großen Neigungswinkel der Netze dieser Gruppe waren zum Teil die Folge einer entsprechenden Aufstellung des Holzrahmens.

Eine Anzahl Experimente mit künstlicher Erhöhung des Neigungswinkels, zu denen andere Tiere benutzt wurden, sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Mit Ausnahme der Netze Nr. 4 und 5 wurden sie von den Spinnen in Holzrahmen eingebaut. Die Innenmaße sind in der Tabelle angegeben; die erste Zahl bedeutet die Länge der *horizontalen* Leisten. Durch Schrägstellen der Rahmen wurden die Spinnen veranlaßt, ihre Netze beim Erneuern in dem betreffenden Neigungswinkel anzulegen. *Aus der Tabelle läßt sich wieder mit Deutlichkeit entnehmen, daß den größten Neigungswinkeln die kleinsten Achsenquotienten zugeordnet sind.*

Zur Technik dieser Versuche ist noch zu bemerken, daß die Rahmen an freistehenden hohen Stativen befestigt wurden, so daß die Spinnen in der Nähe keine Gelegenheit zur Verankerung ihrer Fäden finden konnten. Namentlich bei stark geneigtem Rahmen befestigt die Spinne nämlich sonst regelmäßig ihr Netz an Punkten der Umgebung so, daß die Ebene die gewöhnliche geringe Neigung erhält (vgl. Verf. 1933, S. 451). Aber auch unter den geschilderten Umständen scheint ein Neigungswinkel von etwa 30° der maximale zu sein, der sich überhaupt erreichen läßt. Ist er größerer, dann wird der Rahmen verlassen, wozu auch sonst, wie gesagt, eine starke Tendenz besteht, ganz besonders bei älteren Tieren.

Vergleichendes.

Über die Anordnung der Netzebene im Raum gibt es nur wenige, mehr gelegentliche und ungefähre Angaben in der Literatur. So schreibt BERLAND (1932, S. 217/218): «La toile est en général dans un plan vertical (*Argiope*, *Cyclosa*, *Nemosculus*, divers *Aranea*). Toutefois chez les *Tetragnatha*, les *Aranea* du groupe *cornuta*, et en général chez les Araignées fréquentant les cours d'eau, elle est dans un plan oblique, et parfois même presque horizontal. Les toiles d'*Uloborus* sont aussi le plus souvent sur un plan horizontal». Genauere Messungen hat meines

Wissens bisher nur WIEHLE (1931 a, S. 361) angestellt, und zwar an adulten *Nephila madagascariensis*, die Gelegenheit hatten, unter stets gleichen räumlichen Bedingungen zu bauen. Er fand, daß die Neigungswinkel recht konstant sind. Über Zusammenhänge zwischen der Lage der Netzebene im Raum und der Form des Netzes ist jedoch noch nichts bekannt. Ich habe daher zur Ergänzung der Untersuchungen an der Kreuzspinne noch einige Beobachtungen an adulten oder fast adulten *Meta reticulata* gesammelt. Vom Netz dieser Spinne schreibt WIEHLE (1927, S. 512/513, 1931, Tierwelt, S. 121), daß die Ebene zwischen der waagerechten und der mehr oder weniger vertikalen Lage schwanke, und daß eine schräge Stellung bevorzugt werde. Diese Beobachtung kann ich bestätigen. An 35 Netzen fand ich als Maximum einen Neigungswinkel von 87° , als Minimum 7° . Im Mittel betrug der Neigungswinkel $39,3^{\circ}$. Von 11 von diesen Netzen — es waren solche mit zentrischer Anordnung der Nabe¹ — wurden die Achsenquotienten berechnet. Wie die Zusammenstellung zeigt, sind sie entsprechend den größeren Neigungswinkeln der Netze bedeutend kleiner als bei der Kreuzspinne.

Neigung der Ebene	7°	28°	30°	30°	34°	35°	39°	40°	40°	47°	57°	35,2°
Achsenquotienten	1,12	1,07	1,15	0,87	1,16	1,14	1,08	1,36	1,09	1,22	1,02	1,11

Sie betrugen im Mittel 1,11, so daß man den Umriss des zentrischen Metanetzes als angenähert kreisförmig bezeichnen kann, ganz ähnlich wie denjenigen des Kreuzspinnennetzes bei großem Neigungswinkel.

Die Lage der Nabe innerhalb der Netzfläche.

Wenn auch die Nabe des Netzes in der Regel mit dem geometrischen Mittelpunkt der Netzfläche zusammenzufallen scheint, beobachtet man doch oft genug eine mehr oder weniger starke Verlagerung derselben nach oben, unten oder seitlich. Messungen an 75 Netzen der Spinne Nr. 204 und 203, welch letztere in 4 aufeinanderfolgenden Häutungsstadien beobachtet wurde, sind in Tabelle 3 zusammengestellt. Gemessen wurde die Ausdehnung des Fangbereichs vom Mittelpunkt der Nabe nach oben, nach unten (in der Richtung der Hauptachse), sowie horizontal nach rechts und links. „Rechts“ und „links“ bezieht sich auf die in der Warte in Lauerstellung befindliche Spinne. Da die Netzebene etwas geneigt ist und die Spinne sich an der Unterseite des Netzes aufhält, hat es einen eindeutigen Sinn, eine auf die Spinne bezogene rechte und linke Netzhälfte zu unterscheiden. Die gemessenen gleichsinnigen Strecken wurden addiert und die Summen durch die Anzahl der Netze jeder Gruppe dividiert. Die so erhaltenen Mittelwerte findet man in der Tabelle. Wie man sieht, zeigen die Mittelwerte der oberen

¹ Wie später gezeigt werden soll, baut *Meta* unter Umständen auch exzentrische Netze mit abweichender Form des Gesamtumrisses.

und unteren Strecken der Netzfläche einerseits und die der linken und rechten andererseits eine gute Übereinstimmung. Das bedeutet, daß die Abweichungen von der zentrischen Anordnung zufällig sind.

Eine bemerkenswerte Ausnahme machen nur die Netze von Spinne Nr. 203 des Größenstadiums 31,7 mm mit den Mittelwerten 147 (oben) und 166 (unten) einerseits und 119 (rechts) und 129 (links) andererseits. Doch hatten 12 von diesen Netzen, die an aufeinanderfolgenden Tagen an ein und derselben Stelle gebaut wurden, nach oben nicht genug Ausdehnungsmöglichkeit, und auch die Ausdehnung des Fangbereichs nach der rechten Seite war behindert. Offenbar war das die Ursache für die exzentrische Lage der Nabe in diesen Netzen. Diese Ausnahmen stören daher nicht das Ergebnis, daß die Nabe des Kreuzspinnennetzes im Idealfall mit dem geometrischen Mittelpunkt des Fangbereichs zusammenfällt.

Tabelle 3. Die Lage der Nabe innerhalb der Netzfläche.

Nr. der Spinne	Länge der Spinne in mm	Maße der Netze in mm (Mittelwerte)	Abweichungen vom Mittelwert in %	Maximale Abweichung in %	Minimale Abweichung in %	Anzahl der Netze
204	11,7	oben 94	6,7	+11 —13	± 0	7
		unten 93				
		rechts 73	7,4	+12 —14	+1 —11	
		links 74				
203	14,9	oben 150	6,6	+14	+2	5
		unten 161				
		rechts 129	3,0	+ 2 — 6	+2 — 2	
		links 127				
	19,3	oben 126	8,0	+28 —16	+1 — 1	25
		unten 125				
		rechts 104	6,7	+16 —17	+2 — 2	
		links 103				
	23,1	oben 145	7,85	+18 —26	+1 — 4	20
		unten 145				
		rechts 118,5	7,2	+11 —34	+1 — 1	
		links 117				
31,7	oben 147	11	+28 — 5	+4 — 1	18 (bzw. 17)	
	unten 166					
	rechts 119	9,3	+20 —21	+3 — 5		
	links 129					

In der Tabelle finden sich weiterhin Angaben über den Grad der Exzentrizität aller vermessenen Netze. Es wurde festgestellt, wie groß die Differenz zwischen der oberen und unteren bzw. der rechten und linken Ausdehnung des Fangbereichs ist, ausgedrückt in Prozenten der unteren bzw. linken Erstreckung. War die Erstreckung nach unten größer als nach oben, so wurde jene Prozentzahl mit + bezeichnet, sonst mit —, und ebenso gelten + und — für die positive bzw. negative Abweichung der Ausdehnung nach links von der nach rechts. Die

Tabelle zeigt als maximale Exzentrizität eines Netzes nach unten + 28% und als maximale Abweichung nach oben — 26%, der minimale Wert ist 0%. Die entsprechenden Zahlen für die Abweichung in der Horizontalrichtung sind + 20% und — 34% für die Maxima und für die Minima + 1% und — 1%.

Addieren wir die Abweichungen der Netze einer Gruppe unabhängig vom Vorzeichen und dividieren wir die Summe durch die Anzahl der vermessenen Netze, so erhalten wir die mittleren Abweichungen. Sie schwanken für die Horizontalrichtung um 6,7% und für die Vertikalrichtung um 8%.

Die Warte und die freie Zone.

Die Warte.

Der zentrale Teil des Kreuzspinnennetzes (Abb. 5a) gliedert sich in die unregelmäßige Maschung der Nabe und in die regelmäßigen Spiralwindungen der Befestigungszone. Beide sind nicht immer scharf voneinander zu trennen. Nabe und Befestigungszone zusammen bilden die Warte. Sie ist der gewöhnliche Sitzplatz der Spinne und besteht demgemäß und im Gegensatz zum Fangbereich aus trockenen Fäden.

Die Warte stellt annähernd eine Kreisfläche oder eine Ellipse dar, deren Hauptachsen mit den Hauptachsen des Fangbereichs zusammenfallen.

Mit dem Wachstum der Spinne nimmt die Größe der Warte relativ zur Größe der Spinne stetig ab. Bezüglich der Größenmessung der Spinne sei wieder auf S. 626 verwiesen. Tabelle 4, in der die aus zahlreichen Messungen an Netzen verschieden großer Spinnen berechneten Mittelwerte der großen und der kleinen Achse angegeben sind, gibt die genauen Daten. Wir sehen, daß die große Achse der Warte in den Netzen einer 8,5 mm langen Spinne im Mittel das 2,3fache dieser Länge beträgt, während sie mit dem Wachstum der Tiere bis 42 mm Länge auf das 1,5fache abnimmt.

Tabelle 4. Messungen an der Warte.

Nummer der Spinne	Länge der Spinne	Höhe der Warte Länge der Spinne	Maße der Warte		Höhe/Breite	Maximum der Höhe	Große Achse des Fangbereichs	Fangbereich Länge der Spinne	Minimum der Höhe	Große Achse des Fangbereichs	Fangbereich Länge der Spinne	Zahl der Messungen
			Höhe	Breite								
207	8,5	2,3	19,3	18,5	1,04	22	255	30,0	15	186	21,9	6
205	18,0	(1,97) 2,0	35,5	32,2	1,10	42	292	16,2	31	200	11,1	9
206	20,7	(1,96) 2,0	40,6	33,4	1,22	46	—	—	35	284	13,7	7
203	23,1	1,7	39,1	35,1	1,11	45	370	16,0	29	272	11,8	13
203	31,7	1,6	50,9	43,4	1,17	61	356	11,2	36	214	6,8	17
203	42,2	1,5	62,6	47,6	1,32	71	362	8,6	52	325	7,7	10

Dividieren wir die mittlere große Achse durch die kleine Achse, so erkennen wir an der Zunahme des Quotientenwertes von 1,04 auf 1,32, daß sich die Warte mit dem Wachstum der Spinne immer mehr von der Kreisgestalt entfernt und zu einer Ellipse wird, die sich in der Vertikalrichtung immer mehr streckt¹.

Die Tabelle enthält auch die jeweils größten und kleinsten Werte, die an den großen Achsen der Warten einer Gruppe gemessen werden konnten. Neben den Maxima und Minima dieser Achsen sind die Längen der großen Achsen der zugehörigen Netzflächen mitgeteilt. Wie man sieht, sind den Maxima der Achsen der Warten stets bedeutend größere Werte der Achsen der Fangbereiche zugeordnet als den Minima. Dies bedeutet, daß die Größe der Warte mit der Größe des Netzes zunimmt, eine Regel, die sich immer wieder bestätigt, auch auf Grund von Messungen, die hier nicht wiedergegeben sind.

Die freie Zone.

Die Warte des Radnetzes ist in der Regel von einer Zone umgeben, die man als „freie Zone“ bezeichnet. Der Name deutet an, daß in diesem Bereich des Netzes nur Radialfäden, aber keine der konzentrischen Klebfäden verlaufen.

Im Netz von *Aranea diadema* soll die freie Zone nach WIEHLE (1927, S. 492) „kaum in Erscheinung treten“, denn die Umgänge der Befestigungszone sollen hier „bis dicht an die Fangfäden heran“ gehen. Ich kann das jedoch nur für die Netze adulter Tiere bestätigen, denn in den Netzen jüngerer und jüngster Spinnen beobachtet man regelmäßig eine deutlich ausgebildete freie Zone. Abb. 5a zeigt den zentralen Teil des Netzes eines adulten *diadema*-Weibchens, während Abb. 5b einen Ausschnitt aus dem Netz eines halbwüchsigen Tieres darstellt. Man erkennt deutlich den Unterschied in der relativen Größe der freien Zone. Die Untersuchung zahlreicher Netze lehrt nun, daß die Ausdehnung der freien Zone von einer sehr einfachen Proportion abhängt, nämlich von dem Verhältnis der Abstände der Klebfäden im zentralen Netzteil voneinander zu den Abständen der Umgänge der Befestigungszone voneinander.

Sind diese Abstände annähernd gleich, so ist die freie Zone schwach (Abb. 5a) oder gar nicht ausgebildet. Je kleiner aber die Abstände der Befestigungsumgänge im Verhältnis zu den Abständen der Klebfäden werden (Abb. 5b), um so größer die freie Zone. Da nun die Befestigungsumgänge in den Netzen junger Spinnen relativ sehr viel geringere Abstände haben, als diejenigen in Netzen älterer Tiere, versteht es sich, daß in ihnen auch die freie Zone viel deutlicher ausgeprägt ist.

¹ Der ungewöhnlich große Quotientenwert 1,22 bei Spinne Nr. 206 dürfte wohl eine zufällige Abweichung sein.

Die Unterschiede in den Abständen der Befestigungszone möchten sich wohl auf die Unterschiede in der Anzahl der Radialfäden zurück-

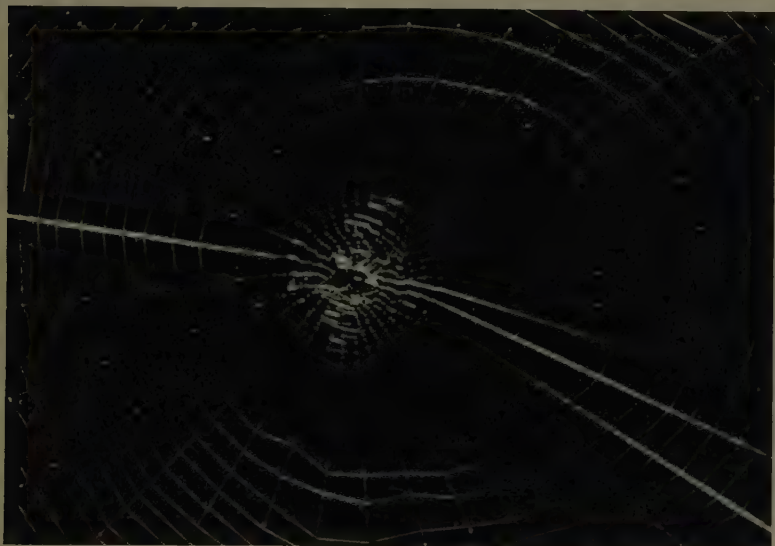


Abb. 5b. Mittlerer Teil des Netzes einer halbwüchsigen Kreuzspinne. Photo.



Abb. 5a. Mittlerer Teil des Netzes einer adulten Kreuzspinne. Photo.

führen lassen. Geringe Abstände der Radialfäden — feine Maschung der Warte; große Abstände der Radialfäden — grobe Maschung der Warte. Doch sollen diese Zusammenhänge erst an späterer Stelle genauer untersucht werden. Die aufgedeckte Gesetzmäßigkeit bezieht

sich nicht nur auf die Verhältnisse der Kreuzspinnennetze, sondern scheint alle Radnetze zu umfassen. Sie macht z. B. das Fehlen einer freien Zone im Netz von *Nephila madagascariensis*, die geringe Ausbildung derselben im Netz von *Zilla litterata* und ihre große Ausdehnung in den Netzen von *Meta reticulata*, *Meta merianae*, *Aranea undata*, *Aranea sturmi* verständlich¹.

Die Anordnung der Radialfäden.

Beziehungen zwischen Netzgröße und Anzahl der Radialfäden.

Die Anzahl der Radialfäden im Radnetz ist bei den verschiedenen Arten verschieden. Sie soll aber nach dem letzten Beobachter, WIEHLE (1927, S. 487), bei den Individuen ein und derselben Art innerhalb enger Grenzen konstant sein. Ähnlich äußern sich FABRE (1905, S. 86) und McCook (1889, S. 77). Demgegenüber hatten, wie WIEHLE mitteilt², einige frühere Autoren behauptet, daß die Zahl mit der Größe des Netzes schwanke. WIEHLE teilt einige Beobachtungen mit, die das zu bestätigen scheinen, obwohl er selbst eine derartige Folgerung nicht zieht. So schreibt er (1927, S. 526) von *Uloborus geniculatus* und *Uloborus walckenaerius*, daß diese Spinnen in engen Gefäßen speichenärmere Netze bauen als sonst, „die man aber als Krüppelnetze ansprechen muß“. Oder von *Cyclosa conica* schreibt er, daß das Netz etwa 40 Radialfäden habe. Aber „bei in Gefangenschaft in engeren Glaskästen gepflegten Tieren erzielt man stets nur Speichenzahlen von etwa 30“ (1927, S. 506).

Im Netz der Kreuzspinne findet WIEHLE eine Radialfadenzahl von etwa 30, doch sei sie bei jüngeren Tieren beträchtlich größer.

Ich habe die Frage an einem größeren Material eingehend geprüft.

Eine sachgemäße Untersuchung verlangt allerdings, daß man die Größe der Netze auf die Körpergröße der Spinne bezieht. Dazu wurde an Tieren, die sich in der Warte in Lauerstellung befanden, mit dem Zirkel der Abstand der Spitzen des 1. Beinpaars von denen des 4. Beinpaars gemessen, und zwar in der Verlängerung der Körperlängsachse. Abb. 7 mag das erläutern (S. 635). Es wurden stets mehrere Stellungen ein und desselben Individuums gemessen und die Mittelwerte aus den nur wenig differierenden Zahlen errechnet. Den Mittelwert bezeichne ich kurz als die „Länge“ der Spinne.

Die in einer Serie von Messungen an einer Spinne erhaltenen Zahlen waren beispielsweise

22,5 23 23,5 23 24 23 23 mm (Nr. 203, Länge 23,1).

Vor jeder einzelnen Messung wurde das Tier aus der Warte herausgelockt und dann wurde abgewartet, bis es zurückgekehrt war und wieder die Lauerstellung eingenommen hatte.

¹ Nach den Photographien bei WIEHLE 1927 und 1931a.

² Ich selbst habe die betreffenden Literaturstellen nicht gefunden.

Dividiert man die große Achse des Netzes durch die Länge der Spinne, so erhält man einen Quotienten, der ein Maß für die relative Größe des Netzes abgibt¹. Ich nenne ihn den „Größenquotienten“.

Im ganzen wurden 152 Netze vermessen. Davon kommen 142 auf 8 verschiedene Tiere, unter denen sich ein bald adultes Männchen befand. Von einer von diesen Spinnen wurden 5 aufeinanderfolgende Häutungsstadien beobachtet. Außer im Längenstadium 14,9 mm, in dem nur die letzten 5 Netze vor der Häutung beobachtet wurden, im Stadium 31,7 mm, in dem eine Anzahl Netze vor der neuen Häutung ausgelassen wurden und im Stadium 42,2 mm, in dem nur die ersten 11 Netze untersucht wurden, wurden annähernd alle Netze vermessen, die das Tier in der fraglichen Zeit gebaut hat.

Die Längen der Tiere betrugen 7,4 mm bis 42,2 mm. Diese letztere für eine Kreuzspinne extreme Länge hatte Spinne Nr. 203 nach Erreichen der Geschlechtsreife.

Die Messungen sind in Tabelle 5 zusammengestellt. Die Netze sind dort in 13 verschiedene Größenklassen eingeteilt, je nach dem Wert des Größenquotienten von 6,0—8,0 aufwärts bis 34,1—38,0. Von sämtlichen Netzen einer Größenklasse und eines Individuums wurde der Mittelwert der Speichenzahl und durch Division von 360 durch diese Zahl der Mittelwert der Sektorenwinkel errechnet. Die maximalen und die minimalen Speichenzahlen sind ebenfalls in der Tabelle zu finden, und auch die Anzahl der Netze in den verschiedenen Klassen ist angegeben.

Die Netze weisen regelmäßig um so mehr Radialfäden auf, je größer sie im Verhältnis zur Länge der Spinne sind.

Ein charakteristisches Beispiel dafür ist Nr. 203, 31,7 mm. Die mittlere Speichenzahl betrug hier in den ersten drei Klassen 27, 29 und 31,1. Wenn auch eine solche *stetige* Zunahme der mittleren Speichenzahl mit der Zunahme der Klassengröße nur noch bei Nr. 203 14,9 mm, Nr. 204 11,7 mm und Nr. 207 8,5 mm beobachtet wurde, sind die Unstetigkeiten der anderen Serien so gering, daß sie nicht ins Gewicht fallen. Beispielsweise:

24	24,5	31,4	34,7	42,5	35,7	42	40	(Nr. 200 8,8)
oder 23	27	29,5	32,5	35,3	34,5			(Nr. 203 19,3)
oder 33	35	35	37					(Nr. 202 14,8).

Die Befunde ändern noch ihr Ansehen, wenn wir die Speichenzahlen durch die Winkelgrößen der Sektoren ausdrücken. Das ist eigentlich auch die einzig sachgemäße Art der Darstellung, denn die Sektorflächen

¹ Der Fangbereich des Netzes führt in der Regel an vielen Stellen bis dicht an den Rahmen des Netzes heran (vgl. Abb. 3 und 4). Der Größenquotient gibt also, wenn er sich im strengen Sinn auch nur auf den Fangbereich bezieht, ein ziemlich genaues Maß auch für die Größe der vom Rahmen umschlossenen Gesamtfläche.

Tabelle 5 (Fortsetzung).

Länge der Spinne	Nr. 202					Nr. 203				
	14,8 mm					14,9 mm				
Größenklasse der Netze	Minimum der Speichenzahl	Maximum der Speichenzahl	Mittlere Speichenzahl	Mittlerer Sektorenwinkel	Anzahl der Netze	Minimum der Speichenzahl	Maximum der Speichenzahl	Mittlere Speichenzahl	Mittlerer Sektorenwinkel	Anzahl der Netze
6,0—8 . . .										
8,1—10 . . .										
10,1—12 . . .	33	33	33,0	10,9	2					
12,1—14 . . .	34	36	35,0	10,3	2					
14,1—16 . . .			35	10,3	1			26	13,8	1
16,1—18 . . .			37	9,7	1					
18,1—20 . . .					6					
20,1—22 . . .						33	34	33,5	10,7	2
22,1—24 . . .						33	40	36,5	9,9	2
24,1—26 . . .										5
26,1—28 . . .										
28,1—34 . . .										
34,1—38 . . .										

Tabelle 5 (Fortsetzung).

Länge der Spinne	Nr. 205					Nr. 203				
	18,0 mm					19,3 mm				
Größenklasse der Netze	Minimum der Speichenzahl	Maximum der Speichenzahl	Mittlere Speichenzahl	Mittlerer Sektorenwinkel	Anzahl der Netze	Minimum der Speichenzahl	Maximum der Speichenzahl	Mittlere Speichenzahl	Mittlerer Sektorenwinkel	Anzahl der Netze
6,0—8 . . .								(5,8) ¹		
8,1—10 . . .						26	31	23	15,7	1
10,1—12 . . .	37	39	38,0	9,5	2	25	36	27,0	13,3	3
12,1—14 . . .						30	37	29,5	12,2	4
14,1—16 . . .	41	43	42,0	8,6	3	33	38	32,5	11,1	8
16,1—18 . . .	39	42	40,5	8,9	2	34	35	35,3	10,2	7
18,1—20 . . .			39	9,2	1			34,5	10,4	2
20,1—22 . . .			45	8,0	1					25
22,1—24 . . .					9					
24,1—26 . . .										
26,1—28 . . .										
28,1—34 . . .										
34,1—38 . . .										

¹ Größenquotient dieses Netzes.

Tabelle 5 (Fortsetzung).

sind ja offenbar das der Spinne phänomenal Gegebene und nicht irgendwelche Zahlen.

Rechnen wir also jene Speichenzahlen von Nr. 203 31,7 mm in Winkel um, so erkennen wir in der Reihe 13,3°, 12,4°, 11,6°, wiegering die Unterschiede sind, die hier in Erscheinung treten. Die Größen der Sektorenwinkel dieser Reihe schwankten zwischen 18,0 bis 13,3°, 14,4—11,2° und 12,0—10,9°. Beträchtliche Schwankungen in den Speichenzahlen bedeuten für die Spinne also nur sehr geringe Differenzen in den Sektorenwinkeln.

Tabelle 5 (Fortsetzung).

Länge der Spinne	Nr. 203 42,2 mm				
Größenklasse der Netze	Minimum der Speichenzahl	Maximum der Speichenzahl	Mittlere Speichenzahl	Mittlerer Sektorenwinkel	Anzahl der Netze
6,0—8 . . .	21	31	23,7	15,2	7
8,1—10 . . .	23	26	24,8	14,5	4
10,1—12 . . .					11
12,1—14 . . .					
14,1—16 . . .					
16,1—18 . . .					
18,1—20 . . .					
20,1—22 . . .					
22,1—24 . . .					
24,1—26 . . .					
26,1—28 . . .					
28,1—34 . . .					
34,1—38 . . .					

Es ist verständlich, daß die Sicherheit der Unterscheidungen mit der Abnahme der Winkelgröße geringer wird. So lehrt denn auch die Tabelle, daß die Unstetigkeiten, von denen eben die Rede war, von einem mittleren Sektorenwinkel von etwa 10° an abwärts auftreten. Und es ist bezeichnend, daß sie im Bereich größerer Winkel überhaupt nicht festgestellt wurden, wenn wir von der geringfügigen Ausnahme in der zweitletzten Rubrik der Tabelle absehen.

Wie schon die früheren Messungen — über die Form der Netzfläche, die Abhängigkeit der Netzform von der Neigung der Netzebene, die Lage der Nabe, die Warte und die freie Zone —, so weisen auch diese neuen Untersuchungen auf außerordentlich feine Unterscheidungen der Spinne im Gebiet des Taktilen, den Begriff im weitesten Sinn gefaßt. Doch sollen diese Dinge hier zunächst nicht weiter verfolgt werden und einer späteren Studie vorbehalten bleiben.

Kehren wir noch einmal zum Studium der Tabelle zurück! Sie zeigt als eine neue Regel, daß *die Spinnen um so kleinere Netze bauen, je größer sie selbst sind*. So etwa hatten 13 der 25 Netze der kleinen Spinne Nr. 200 (Stadium 8,8 mm) einen Größenquotienten 16—20, während 15 der 24 Netze der größeren Spinne Nr. 203 (Stadium 12—16) einen Quotienten von nur 12—16 aufwiesen. Dieselbe Spinne baute, nachdem sie die Längen 23,1 mm, 31,7 mm und 42,2 mm erreicht hatte, relativ noch kleinere Netze, so daß die letzten 11 vermessenen Netze dieser Spinne den Klassen 6—10 zugehörten.

Die aufgedeckten Beziehungen werfen Licht auf die bekannte, von WIEHLE mit vielen Beispielen belegte Tatsache, daß die Netze juveniler Radnetzspinnen wohl allgemein mehr Radialfäden aufweisen als die adulter Tiere der gleichen Art. WIEHLE gibt das z. B. für *Nephila madagascariensis* und *Aranea cucurbitina* an. In Anlehnung an die Befunde bei der Kreuzspinne darf man wohl auch in diesen Fällen annehmen, daß der Radienreichtum der Netze juveniler Tiere zum Teil auf der relativ größeren Ausdehnung ihrer Netze beruht.

Ich sage: zum Teil. Denn wenn wir die Beziehungen genauer prüfen, dann fällt uns auf, daß *die Speichenzahl mit dem Wachstum der Spinnen nicht so stark abnimmt, wie es der relativen Verkleinerung der Netze entsprechen würde*. Ein Netz der 8,8 mm langen Spinne Nr. 200 der Klassen 16—20 hat z. B. annähernd 33 Radialfäden. Die gleiche Zahl findet sich aber in den relativ viel kleineren Netzen der Klassen 12—16 der 19,3 mm langen Spinne Nr. 203.

Die Größe der Warte und die Größe des Netzes.

In der Tabelle 4 waren auch die Größenquotienten derjenigen Netze einer Reihe eingetragen, in denen die größten und die kleinsten Werte für die Hauptachsen der Warte gefunden wurden. Es zeigt sich wieder, daß die Netzgröße mit dem Wachstum der Spinne abnimmt. An früherer Stelle war auch schon darauf hingewiesen worden, daß die Größe der Warte im Verhältnis zur Länge der Spinne ebenfalls abnimmt. Es bleibt nun noch übrig, darauf aufmerksam zu machen, daß dagegen *die Größe der Warte im Verhältnis zur Größe der Netzfläche mit dem Wachstum des Tieres bedeutend zunimmt*. Die größte in einem Netz der Spinne Nr. 207 (Stadium 8,5 mm) überhaupt gefundene Hauptachse der Warte betrug mit 22 mm den 11,5. Teil der 255 mm langen Hauptachse des Netzes; die kleinste betrug den 12,4. Teil der großen Achse ihres Netzes. Dagegen betrug die größte in einem Netz von Spinne 203 (Stadium 42,2 mm) gemessene Warte-Hauptachse bloß den 5,1. Teil und die kleinste den 6,3. Teil der jeweiligen Netz-Hauptachse.

Die Verteilung der Radialfäden in der Netzfläche.

Geben die vorhergehenden Untersuchungen Aufschluß über die Beziehungen zwischen Netzgröße und Speichenzahl, so wollen wir uns nunmehr mit der Anordnung der Radialfäden innerhalb der Netzfläche beschäftigen. Darüber liegen in der Literatur noch keine näheren Angaben vor. Auf diese und jene Bemerkung werde ich später noch zu sprechen kommen.

Zunächst interessiert es, daß die Radialfäden im unteren Teil des *diadema*-Netzes bedeutend dichter stehen als im oberen (vgl. Abb. 3). Als Grenzlinie zwischen oberem und unterem Netzteil gilt die Schnittlinie der Netzebene mit der horizontalen Ebene, die man sich durch

die Nabe des Netzes gelegt denken kann. Es ergibt sich die Regel, daß die *Sektorenwinkel von oben nach unten kleiner werden*. Tabelle 6 gibt die Verhältnisse von 12 beliebigen Netzen dreier Tiere wieder.

Tabelle 6. Abnahme der Größe der Sektorenwinkel in der Netzebene von oben nach unten.

diad. Nr. 203							diad. Nr. 201			diad. Nr. 200	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
14,4	14,3	11,0	12,8	14,7	12,5	17,4	13,1	11,6	21,6	18,6	13,5
12,3	15,8	11,1	11,4	12,5	13,1	15,2	10,4	11,0	16,0	19,7	10,1
12,3	13,0	9,5	10,5	10,9	15,3	13,5	11,5	14,5	11,4	16,3	10,0
9,8	9,7	10,3	8,1	9,3	11,4	10,1	9,7	8,3	10,3	13,3	9,7
9,8	9,8	6,9	8,4	7,6	8,8		7,3	8,6			10,1
9,4	8,7	6,4		7,0			8,7	7,6			
8,7		6,5									

An Photographien dieser Netze wurde zunächst der gemeinsame Winkel der drei obersten Sektoren gemessen und durch Division mit 3 ihr mittlerer Sektorenwinkel berechnet. Dann wurden die drei rechts (oder links) anschließenden Sektoren gemessen und wiederum der mittlere Sektorenwinkel festgestellt und so fort, bis die unterste Sektorengruppe des ganzen Netzes erreicht war¹. In der Tabelle finden sich die Sektorenwinkel. Wie man sieht, nehmen sie von oben nach unten stetig ab. Hin und wieder finden sich Unstetigkeiten, z. B. Netz 9: 11,0°, 14,5°, 8,3°. Ferner fällt auf, daß die Winkel bisweilen über große Flächen annähernd konstant bleiben, z. B. Netz Nr. 1: 9,8°, 9,8°, 9,4°.

Der Bauplan des Körpers und der Bauplan des Netzes.

Betrachten wir die Kreuzspinne in der Warte ihres Netzes in Lauerstellung, so fallen uns gewisse Übereinstimmungen in der Gestalt des Tieres und in der Gestalt des Netzes auf (Abb. 6).

Denken wir uns die Spitzen der Beine durch eine Kurve verbunden, so erhalten wir eine Ellipse, deren große Achse mit der großen Achse des Netzes zusammenfällt. Der Mittelpunkt der Längsachse des Körpers, gemessen vom Vorderrand des Prosoma bis zum Hinterrand des Opisthosoma, scheint angenähert mit dem geometrischen Mittelpunkt jener Ellipse zusammenzufallen. Die zentrale Lage des Körpermittelpunktes und die Anordnung der Tarsenspitzen auf einer Ellipse sind Eigentümlichkeiten, die an die zentrale Lage der Warte und den Ellipsenumriß des Fangbereiches erinnern. Was die Anordnung der Beine angeht, so stehen sie nach unten hin bedeutend dichter als nach oben hin, d. h. der Winkel, den das 1. und das 2. Bein jederseits einschließen, ist bedeutend kleiner als der zwischen dem 3. und 4. Bein. Das entspricht wiederum der Anordnung der Radialfäden, die nach unten hin bedeutend dichter stehen als nach oben, und zwar — wenn der Augenschein nicht trügt — in einem dem Verhältnis der Beinwinkel gleichen Verhältnis.

¹ Es wurden also die Winkel nur einer Netzhälfte gemessen.

*Zentrität und Exzentrizität.**Aranea diadema.*

Wenn es sich bei den genannten Entsprechungen nicht um Zufälligkeiten handelt, so könnte man eine genaue zahlenmäßige Übereinstimmung zwischen den Proportionen des Netzes und denen des Körpers erwarten.

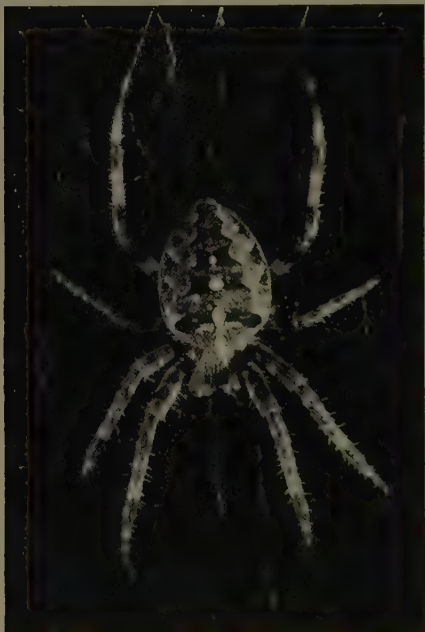


Abb. 6. Kreuzspinne, adultes Weibchen, in der Warte seines Netzes in Lauerstellung. Photo.

Da es nicht möglich ist, die fraglichen Maße von lebenden Tieren exakt abzunehmen, wurde eine Anzahl Spinnen in Lauerstellung in der Warte ihres Netzes photographiert (mit der „Leica“ unter Benutzung des 1:1-Gerätes). Sie wurden in natürlicher Größe von der Dorsal- oder Ventralseite aufgenommen, und zwar unter paralleler Anordnung von Netzfläche und Filmbene. Von ein und demselben Tier wurde eine Anzahl verschiedener Aufnahmen gemacht. Vor einer jeden neuen Aufnahme wurde das Tier mit einer schwingenden Pinzette (s. Verf. 1931¹, S. 720) aus der Warte herausgelockt, und dann wurde gewartet, bis es wiederum in Lauerstellung zurückgekehrt war. Die Negative wurden stark vergrößert, meist 8fach, und konnten dann zu sehr genauen Messungen benutzt werden. Zur Messung der Lage des Körperzentrums wurden die oberen und unteren Schnittpunkte der verlängerten Körperlängsachse mit den Verbindungs-

linien der Spitzen der 4. bzw. 1. Beine aufgesucht (s. Abb. 7). Die Entfernung des Mittelpunktes der Körperachse vom unteren Schnittpunkt wurde durch die Entfernung des Mittelpunktes vom oberen Schnittpunkt dividiert. Auf diese Weise erhält man ein Maß für die Lage des Körpermittelpunktes innerhalb des ganzen Systems.

Tabelle 7. Die Lage des Mittelpunktes der Körperlängsachse.

	Proportion des Körpers (Mittelwert)	Minimaler Wert	Maximaler Wert	Anzahl der Individuen	Anzahl der vermessenen Stellungen
Wenige Millimeter lang	0,99	0,98	1,00	1 oder 2	2
<i>A. diadema</i> halbwüchsig.	1,21	1,04	1,44	4	45
Adulte oder bald adulte Weibchen .	1,27	1,14	1,42	3	7

¹ Z. vergl. Physiol. 15.

Die Lage des Mittelpunktes der Körperlängsachse wurde aus 54 photographierten Lauerstellungen von 8 (oder 9?) verschiedenen Spinnen errechnet. Die Messungen sind in Tabelle 7 zusammengestellt. Sie zeigt, daß die meisten Messungen an halbwüchsigen Tieren ausgeführt wurden. Es ergibt sich ein mittlerer Quotient von annähernd 1,2. Die maximalen und minimalen Werte sind aus der Tabelle zu entnehmen.

Die Messungen besagen also, daß die Entfernung des Mittelpunktes der Körperlängsachse von den Spitzen des 1. Beinpaares sich zur Entfernung von den Spitzen des 4. Beinpaares verhält wie 120 : 100. Anders ausgedrückt: *der Körpermittelpunkt fällt nicht genau mit dem geometrischen Mittelpunkt der von den Tarsenspitzen beschriebenen Ellipse zusammen, sondern ist gegen denselben etwas nach dem Hinterende des Körpers verschoben.* Unsere auf das bloße Abschätzen gegründete Annahme, der Körpermittelpunkt liege zentrisch in der von den Tarsenspitzen umgrenzten Figur — so wie die Nabe im Mittelpunkt der Netzfläche liegt — trifft also nur ungefähr zu.

Das Ergebnis soll durch Messungen an anderen Spinnen mit anderen Proportionen ergänzt werden. Dehnen wir unsere Untersuchungen auf Netze mit stark exzentrischer Nabe aus, so werden wir zu prüfen haben, ob sich solche Netze bei Spinnen finden, deren Körpermittelpunkt ebenfalls stark exzentrisch innerhalb der von den Beinspitzen bezeichneten Figur liegt. Und dann fragt es sich, ob hier quantitative Übereinstimmungen nachweisbar sind.

Aranea undata. Bleiben wir zunächst in der Gattung *Aranea*, so baut *Aranea undata* ein Netz, dessen Nabe stark nach oben verschoben



Abb. 7. Kreuzspinne (Nr. 203), in der Warte ihres Netzes in Lauerstellung. Die gestrichelte Linie bezeichnet den Abstand der Spitzen des ersten Beinpaares von denen des vierten. *M* Mittelpunkt der Körperlängsachse. Weitere Erklärungen im Text. Photo.

ist. Das widerspricht der Angabe von WIEHLE (1927), der es als konzentrisch bezeichnet, aber keine Messungen mitteilt. Nach Messungen an 15 Netzen mit nur wenig gegen die Vertikale geneigter Ebene adulter oder bald adulter Tiere verhalten sich die Entfernung der Nabe vom unteren Rand des Fangbereichs — in der Vertikallinie gemessen — von der Entfernung vom oberen Rand im Mittel wie 1,48. Die einzelnen Quotienten sind diese

0,97 1,00 1,19 1,35 1,44 1,50 1,50 1,60 1,62 1,66 1,75 1,80 1,84 1,92 2,25.

An 9 Tieren dieser Netze wurde auch die Entfernung des Mittelpunktes der Körperlängsachse von den Spitzen des 1. Beinpaares und denen des 4. Beinpaares gemessen, ganz entsprechend den Messungen an der Kreuzspinne, jedoch nicht an Photographien, sondern aus freier Hand an Tieren, die nachts in der Warte in Lauerstellung waren¹. Die gefundenen Quotienten waren

1,31 1,50 1,50 1,50 1,60 1,62 1,65 1,70 1,71.

Der Mittelwert 1,56 kommt sehr nahe an den mittleren Quotienten des Netzes 1,48 heran.

Im Gegensatz zu älteren Tieren zeigen sehr junge Entwicklungsstadien mit einer Körperlänge (*Prosoma* + *Opisthosoma*) von etwa 1,5 mm zentrische Anordnung des Körpermittelpunktes. Ich setze dabei voraus, daß die Messungen mit dem Zirkel am lebenden Tier in diesen geringen Dimensionen zuverlässig genug sind (vgl. daher auch S. 638). Dem entspricht wieder die zentrische Anordnung der Nabe in Netzen solcher jungen Tiere. Der aus Messungen an 12 Netzen von 12 verschiedenen Spinnen errechnete mittlere Quotient ist mit 0,99 angenähert = 1. Die Netzquotienten waren

0,77 0,80 0,89 0,97 1,00 1,02 1,05 1,06 1,07 1,10 1,14 1,23.

Zilla litterata.

Ist das Zahlenmaterial bei *Aranea undata* leider noch sehr gering und zum Teil auch auf wenig exakte Art gewonnen, so sind die Messungen an *Zilla litterata* wieder zahlreicher und exakter. Das *Zilla*-Netz ist in diesem Zusammenhang deshalb besonders interessant, weil es noch mehr exzentrisch ist als das Netz von *Aranea undata*.

Messungen an 25 Netzen zahlreicher adulter oder bald adulter Tiere ergaben folgende Quotienten:

1,33 1,48 1,50 1,62 1,64 1,66 1,71 1,76 1,82 1,90 1,91 1,94 1,95
2,00 2,05 2,09 2,21 2,22 2,24 2,24 2,46 2,65 2,70 2,77 3,00.

Der mittlere Quotient ist 2,08.

5 adulte oder bald adulte Spinnen dieser Netze wurden in 9 Lauerstellungen an Hand von Photographien vermessen. Der Quotient betrug

¹ Denn tagsüber halten sich die Spinnen in ihrem Schlupfwinkel auf.

im Mittel 1,95, stimmt also wiederum angenähert mit dem Quotienten des Netzes 2,08 überein (vgl. Abb. 12!). Die verschiedenen Quotienten waren

1,69 1,81 1,89 1,91 1,95 1,97 1,98 2,03 2,24

Zur Ausführung dieser Messungen folgendes: Die Exzentrizität der Nabe wurde an Netzen gemessen, deren Schlupfwinkel in der Netzebene lag, und deren Ebene



Abb. 8. *Zilla litterata*, Netz. Rechts oben der Schlupfwinkel. *M* Mittelpunkt der Symmetrielinie. Vertikal auf der Symmetrielinie ist die Linie der größten Breite eingezeichnet.

annähernd vertikal stand (Abb. 8). Solche Netze zeigen einen freien Sektor, durch den der sog. Signalfaden vom Schlupfwinkel zur Warte läuft. Denken wir uns den Signalfaden über den ganzen Fangbereich verlängert, so teilt er ihn in zwei spiegelbildlich annähernd gleiche Hälften. Meist jedoch ist die Symmetrielinie etwas gegen die Richtung des Signalfadens nach der Richtung der Schwerkraft hin verschoben. Solche Netze machen den Eindruck eines Kompromisses zwischen der Tendenz zu der zum Signalfaden symmetrischen Anordnung und einer Tendenz zu der zur Richtung der Schwerkraft symmetrischen Ausgestaltung. Zum Vermessen wurden ausschließlich Photographien verwendet. Die Symmetrielinie (besser gesagt: die Linie der bestmöglichen Symmetrie) wurde eingezeichnet, und

im freien Sektor wurde der Umriss des Fangbereiches durch eine Kurve ergänzt, wie das die nebenstehende Abb. 8 zeigt. Die Entfernung des Schnittpunktes der Symmetrielinie mit dieser Kurve von der Nabe galt als Ausdehnung des Fangbereichs nach oben. Die Entfernung des Schnittpunktes der Symmetrielinie mit dem untersten Klebfaden von der Nabe wurde als Ausdehnung des Fangbereichs nach unten genommen.

Was die photographische Aufnahme der Spinne selbst angeht, so wurde der Apparat bereits tagsüber auf die Warte des Netzes eingestellt und die Spinne dann nachts in Lauerstellung photographiert. Am Tag hält sich nämlich auch *Zilla* im Schlupfwinkel auf.

Es ist wohl kein Zufall, daß in der Teilung des Spinnennetzes und auch in der Körpergestalt die einfachen Verhältnisse

$$1 : 1 \quad 3 : 2 \quad 2 : 1$$

auftreten. Es widerstrebt aber, an diesen interessanten Befund weitere Gedanken anzuknüpfen, bevor er nicht durch vermehrte Messungen, auch an anderen Arten, präzisiert ist. Es ist auch nötig, zu untersuchen, worauf die vielfach nicht unbeträchtlichen Abweichungen der Proportionen von den Mittelwerten beruhen.

Morphologische Grundlage.

Zentrische oder exzentrische Lage des Mittelpunktes der Körperlängsachse im System des Ganzen besagt zunächst noch nichts Sicheres über Verschiedenheiten im Körperbau als Ursache. Bei sonst gleichen Bedingungen könnte die exzentrische Lage des Körpermittelpunktes z. B. auf einer stärkeren Streckung der Vorderbeine beruhen. Tatsächlich spielt derartige auch wohl eine gewisse Rolle, denn die jüngsten Stadien von *Aranea undata* erreichen, wie schon eine flüchtige Beobachtung zeigt, die zentrische Lage des Körpermittelpunktes zum Teil durch eine bedeutend stärkere Beugung der ersten und zweiten Femora gegen die in leichten Bogen verlaufenden Tibien, Metatarsen und Tarsen, als man es bei älteren Tieren beobachten kann. Die Länge der Beine selbst ist in diesen Fällen proportional gleich. Tabelle 8 gibt genauere Daten. Gemessen wurde die Gesamtlänge der gerade ausgestreckten Beine, von dem inneren Rande der Coxen bis zu den Spitzen der Tarsen, jedoch unter Ausschluß der Klauen. Es zeigt sich, daß die Spinne mit der

Tabelle 8. Körperproportionen verschiedener Spinnen.

Alle Angaben in Millimeter	Vorder- rand des Prosoma bis Hinter- rand des Sternum	Hinter- rand des Sternum bis Hinter- rand des Opisthosoma	1. Bein	2. Bein	3. Bein	4. Bein
<i>A. diadema</i> (Nr. 203), halbwüchsig	2,8	3,7	10,5	9,8	6,3	9,0
<i>A. undata</i> , sehr klein	0,80	0,74	2,11	1,96	1,08	1,72
<i>A. undata</i> , adultes Weibchen . . .	5,0	9,0	22,7	21,1	13,0	18,0
<i>Zilla litterata</i> , adultes Weibchen .	3,1	6,0	13,5	9,9	6,5	8,0

stärksten Exzentrizität des Körpermittelpunktes — *Zilla litterata* — auch die größte Differenz in der Länge der 1. Beine und der Länge der 4. Beine hat. Bei *Aranea diadema*, mit mehr zentrischer Lage des Körpermittelpunktes, sind jene Beine fast gleich lang, während *Aranea undata* zwischen *Zilla* und der Kreuzspinne steht. Außer den Beinlängen ist aber noch das Verhältnis der Länge des Prosoma zur Länge des Opisthosoma von Bedeutung, denn der Körpermittelpunkt liegt ja — bei sonst gleichen Bedingungen — um so mehr exzentrisch, je mehr das Opisthosoma das Prosoma an Länge übertrifft. So findet sich denn auch bei den Formen mit exzentrischen Netzen ein gegenüber dem Prosoma annähernd doppelt so langes Opisthosoma (*Zilla litterata* und *Aranea undata*, adult), während bei den anderen Prosoma und Opisthosoma annähernd gleich lang sind (*Aranea undata*, juvenil), oder ihre Längen bei weitem nicht so stark differieren (*Aranea diadema*, halbwüchsig). Gemessen wurde hier auf der ventralen Seite vom Vorderrand der Cheliceren bis zum Hinterrand des Prosoma und von dort bis zum Hinterrand des Opisthosoma. Die Tiere waren in normalem Ernährungszustand (das Opisthosoma schrumpft bekanntlich bei Hunger).

Wir kommen damit zu dem Ergebnis, daß die relative Lage des Körpermittelpunktes innerhalb der von den Beinspitzen umgrenzten Figur in gewissen Eigentümlichkeiten des Körperbaues vorgebildet ist.

Die Verteilung der Radialfäden und die Anordnung der Beine.

Die gleichen Photographien, die zur Messung der Lage des Mittelpunktes des Kreuzspinnenkörpers benutzt wurden, wurden auch zur Messung der Anordnung der Beine herangezogen. Wie Abb. 7 zeigt, wurde als gemeinsamer Scheitelpunkt der Winkel zwischen den Beinen der Mittelpunkt des Sternum genommen bzw. — bei Photographien von der Dorsalseite — der diesem auf der Dorsalseite des Prosoma entsprechende Punkt. Zur Erleichterung der Messungen wurden die betreffenden Linien auf dem Positiv mit weißer Tusche nachgezogen. Die Winkel zwischen dem 3. und 4. Bein jeder Seite wurden addiert und die Summe durch die Summe der beiden Winkel zwischen den 1. und 2. Beinen dividiert. Auf diese Weise wurden die „Quotienten der Beinwinkel“ erhalten.

Die Messungen sind in Tabelle 9 zusammengestellt. 24 Messungen an drei verschiedenen halbwüchsigen Spinnen ergaben einen mittleren Quotienten von annähernd 1,7, d. h. also: die Winkel zwischen 3.

Tabelle 9. Beinwinkel und Sektorenwinkel.

Numer der Spinne	Quotient der Beinwinkel	Minimum	Maximum	Zahl der Messungen	Quotient der Sektoren- winkel	Minimum	Maximum	Zahl der Messungen
203	1,77	1,29	2,13	16	1,65	1,41	1,82	7
201	1,76	1,63	1,89	3	1,70	1,60	1,79	3
200	1,65	1,58	1,73	5	1,725	1,41	2,19	6

und 4. Bein und zwischen 1. und 2. Bein verhalten sich im Mittel angenähert wie 170 : 100.

An 16 Netzen derselben Tiere wurde auch das Verhältnis der oberen zu den unteren Sektorenwinkeln berechnet, und zwar wurden an Photographien die Winkel gemessen, die die obersten und untersten 6 Sektoren insgesamt bildeten. Als Scheitelpunkte wurden die Mittelpunkte der Nabe angenommen. Wie die Tabelle im einzelnen genau anzeigt, verhalten sich auch die obersten zu den untersten Sektorenwinkeln im Mittel angenähert wie 170 : 100, so daß sich eine auffallende Übereinstimmung zwischen den Proportionen der Beinwinkel und denen der Sektorenwinkel ergibt.

Experimente.

Unsere bisherigen Untersuchungen legen uns eine Frage nahe, die für das Verständnis des Netzbaues von großer Bedeutung ist. Es ist das Problem, warum die Spinne ihr Netz gerade nach dem eigentümlichen Bauplan herstellt, wie wir ihn bei den verschiedenen Arten beobachten. Auf Grund der geschilderten Messungen können wir die Hypothese aufstellen, daß die Spinne den Plan ihres Netzes nach den Proportionen ihres Körpers einrichtet. Der Bauplan des Netzes wäre nach dieser Hypothese gleichsam eine Projektion des Körperbauplans nach außen.

Trifft diese Hypothese zu, dann könnte sich eine sinngemäße Änderung in der Verteilung der Radialfäden einstellen, wenn man die Winkel zwischen den Beinen durch Amputation einiger von diesen verändert.

Wenn man adulten oder bald adulten Tieren ein Bein mit der Pinzette festhält, so wird es an der Coxa abgeworfen. Die Spinne übersteht den Eingriff ausgezeichnet und baut weiterhin, abgesehen von der noch zu besprechenden Änderung, normale Netze (vgl. Abb. 9).

Die Versuche sind in Tabelle 10 zusammengestellt. Dort finden sich auch Angaben darüber, welche der Beine amputiert wurden; es war stets jederseits ein Vorderbein. Die Winkel zwischen dem stehengebliebenen Vorderbein und dem 3. Bein waren größer als die zwischen dem 3. und 4. Bein. Alle 5 Versuchstiere waren adulte Weibchen. Die Untersuchung ihrer 22 Netze ergab eine mittlere Zahl der Radialfäden von 26,9. Diese liegt mit 0,7 nur wenig unter der mittleren Speichenzahl 27,6 von 34 anderen Netzen gewöhnlicher adulter Tiere. Faßt man jedoch die Verteilung der Radialfäden auf den oberen und unteren Netzteil ins Auge, so wird der Unterschied der Netze der 6beinigen und der normalen Tiere sehr deutlich. Wurden in den Netzen der ersteren oben 11,2 Radialfäden im Mittel gezählt und unten 15,6, so sind die entsprechenden Zahlen der anderen Netze 10,7 und 17,2, in Prozenten ausgedrückt: 40,2% gegenüber 61,6% Radialfäden im unteren Netzteil mehr als im oberen.

Besonders überzeugend wirken die Beobachtungen an Spinnen, von denen schon vor der Amputation oder nach Amputation nur *eines* Beines Netze untersucht werden konnten. Diese Netze sind in der

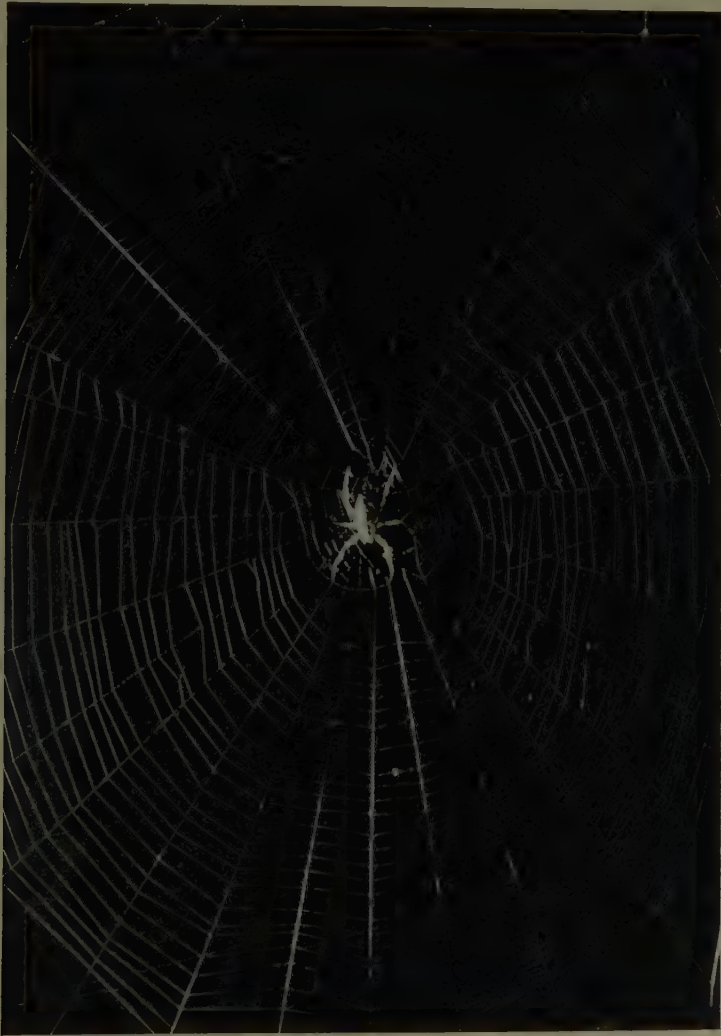


Abb. 9. Kreuzspinne, adultes Weibchen, zweites Beinpaar amputiert, mit Netz. Photo.

Tabelle umrahmt. Man sieht, daß nach der Amputation die Anzahl der Radialfäden im unteren Netzteil plötzlich stark abfällt. Beispielsweise baute Spinne Nr. 3 vor der vollständigen Amputation ein Netz mit 10 Radialfäden oben und 18 unten, nach der Amputation ein

Tabelle 10. Amputationsversuche.

Laufende Nummer	Nummer des Versuchstieres	Datum	Entfernte Beine		Anzahl der Radialfäden				Gesamtzahl	% unten mehr als oben
					oben		unten			
			rechts	links	rechts	links	rechts	links		
1	1		1. od.	1. od.	10		15		25	50,0
2		21. 9.	1.	2.	7	6	8	7	28	15,4
3		21. 9.	1.	2.	6	6	9	8	29	41,7
4		22. 9.	1.	2.	7	7	8	9	31	21,4
5		22. 9.	1.	2.	6	5	9	7	27	45,5
6		24. 9.	1.	1.	12		17		29	41,7
7		24. 9.	1.	2.	12		18		30	50,0
8		29. 9.	1.	1.	5	4	7	7	23	55,5
9		29. 9.	2.	2.	7	7	10	8	32	28,6
10		30. 9.			6	7	8	10	31	38,5
11		5. 10.			5 ¹	6	7	7	26	27,3
12		30. 9.	1.	1.	6	7	8	9	30	30,8
13		2. 10.	1.	1.	6	8	9	9	32	28,6
14		3. 10.			6	6	8	9	29	41,7
15		4. 10.			6	5	8	7	26	36,4
16		5. 10.			9		17		26	88,8
	3	6. 10.		2.	11		17		28	54,5
		7. oder 8. 10.			10		18		28	80,0
17		9. 10.	2.	2.	10		14		24	40,0
18		11. 10.			9		13		22	44,4
19		13. 10.			10		13		23	30,0
	4	5. 10.	intakt		10		17		27	70,0
		6. 10.			12		18		30	50,0
		7. 10.			9		16		25	77,7
20		8. 10.	2.	2.	9		12		21	33,3
	5	7. 10.		2.	11 oder 12		20		32	66,6
21		10. 10.	2.	2.	9		14		23	55,5
22		12. 10.			10		14		24	40,0
Durchschnittswerte					11,2		15,6		26,9	40,2

Netz mit 10 Radialfäden oben und nur 14 unten. Oder Spinne Nr. 4 vor der Amputation 9 + 16, nach der Amputation 9 + 12 Radialfäden.

Außer diesen Experimenten mit adulten Tieren wurde auch eine Versuchsreihe mit der halbwüchsigen Spinne Nr. 200 durchgeführt. Kurze Zeit vor der Amputation des 2. Beinpaars baute dieses Tier 6 Netze, deren 6 oberste Sektorenwinkel zu den 6 untersten sich im Mittel verhielten wie 172,5 : 100. Dagegen war dieses Verhältnis nach dem Eingriff 156 : 100, das Mittel aus 11 Netzen.

An dieser Spinne wurden auch an Photographien von 3 Lauerstellungen die Winkel gemessen, die die Beine nach der Amputation

¹ Ein Faden horizontal, nicht mitgezählt.

miteinander bildeten. Ihre Größe variierte nur unbedeutend und betrug zwischen dem 1. und 3. Bein im Mittel 81° und zwischen 3. und 4. Bein im Mittel 53° (letzterer stimmt annähernd mit dem Winkel zwischen diesen Beinen überein, der auch sonst beobachtet wird).

Die Experimente zeigen zwar eine deutliche kausale Beziehung zwischen der Anordnung der Beine und der Verteilung der Radialfäden im Sinne der aufgestellten Hypothese. Da aber eine quantitative Übereinstimmung in dem Verhältnis der Beinwinkel und dem der Sektorenwinkel nicht erzielt wurde, müssen noch andere Einflüsse als die aufgedeckten wirksam sein. Es wäre denkbar, daß die Tendenz zur Beibehaltung des Verteilungsmodus der Radialfäden die Folge einer im Laufe des individuellen Lebens eingepägten Gewohnheit der Versuchstiere ist.

Vergleichendes.

Die Anordnung der Beine nach dem Typus der Kreuzspinne scheint bei den Radnetzspinnen allgemein verbreitet zu sein, und so findet man denn auch — wie ich mich an einer Anzahl von Photographien in der Literatur und durch gelegentliche Beobachtungen überzeugen konnte — allgemein im unteren Teil des Radnetzes bedeutend kleinere Sektorenwinkel als im oberen. Leider konnte ich jedoch noch keine genauen Untersuchungen hierüber anstellen.

Eine Ausnahme von der Regel macht aber *Argiope brünnichii*. Im Netz dieser Spinne (untersucht wurden adulte Weibchen) stehen die Radialfäden im unteren Teil nur wenig dichter als im oberen. So zählte ich beispielsweise 10/12, 10/12, 16/18 und 16/20 Radialfäden. Dem entspricht eine von den übrigen Radnetzspinnen stark abweichende Beinstellung (s. Abb. 10). Die 3. Beine werden nämlich nicht annähernd horizontal, sondern steil aufwärts gehalten, so daß sie mit den 4. Beinen einen Winkel bilden, der nicht viel größer ist als der Winkel zwischen den 1. und 2. Beinen. Leider war es mir noch nicht möglich, genauere Messungen anzustellen.

Bei *Argiope lobata* scheinen nach den beiden Photographien bei WIEHLE (1928) ähnliche Verhältnisse wie bei *Argiope brünnichii* vorzuliegen. *Argiope* bietet uns also eine weitere Stütze für die oben aufgestellte Hypothese.

Die Form des Fangbereichs und die Anordnung der Beinspitzen.

Unsere Untersuchungen erschöpfen noch nicht die Zusammenhänge zwischen Körpergestalt und Netzstruktur. Es fehlen noch Beobachtungen



Abb. 10. *Argiope brünnichii*, älteres Tier in Lauerstellung. Die Aufnahme wurde mir freundlicherweise von Herrn Dr. F. GOETHE überlassen.

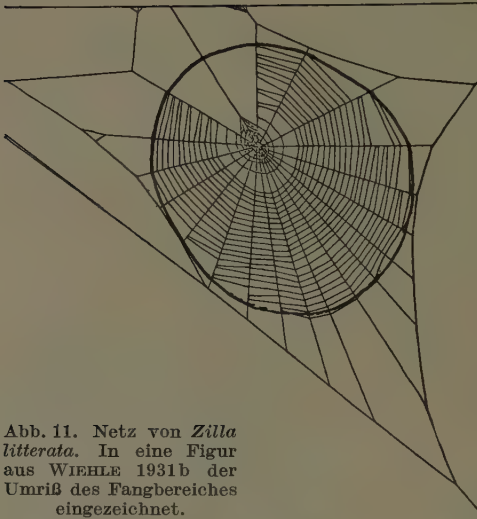


Abb. 11. Netz von *Zilla litterata*. In eine Figur aus WIEHLE 1931b der Umriß des Fangbereiches eingezeichnet.



Abb. 12. *Zilla litterata*, adultes Weibchen in Lauerstellung. Photo.

über die Beziehungen zwischen der von den Beinspitzen beschriebenen geometrischen Figur und der Form der Netzfläche. Bei der Kreuzspinne sind die Tarsen auf einer Ellipse angeordnet, dem entspricht die Ellipse des Fangbereichs. Ähnlich ist es bei *Aranea undata*, *Argiope brunnichii* und wohl den meisten Radnetzspinnen. Vergleichen wir damit aber das Netz von *Zilla litterata*, so finden wir nicht selten eine stark abweichende Form der Netzfläche. Während die Netze mit elliptischem Umriß ihre größte Breite in der Höhe der Nabe und damit in der Höhe des Mittelpunktes der großen Achse haben, liegt im *Zilla*-Netz vielfach die größte Breite bedeutend tiefer (Abb. 11). Es hat einen ovalen Umriß. Dem entspricht es nun wieder, daß das 2. Beinpaar in Lauerstellung eine bedeutend weitere Spanne hat als das 3. Beinpaar (Abb. 12). Die Beinspitzen beschreiben auf diese Weise wiederum eine der Form der Netzebene ähnliche Figur¹.

Was die Kreuzspinne angeht, so läßt sich deutlich verfolgen, wie sich die Ellipse der Netzfläche mit dem Wachstum des Tieres immer mehr in die Länge streckt. Jüngste Spinnen scheinen ein an-

¹ Diese charakteristische Form geht allerdings oft verloren, offenbar infolge besonderer Raumverhältnisse an der Baustelle (vgl. Verf. 1933, Abb. 7; vgl. auch Abb. 8 dieser Arbeit).

nähernd kreisförmiges Netz zu bauen (Abb. 13), dessen Ebene jedoch gleichwohl einen ganz geringen Neigungswinkel hat (vgl. nämlich *Meta reticulata* S. 621!). Der Entwicklung der Netzform parallel läuft die Entwicklung jener von den Tarsenspitzen bezeichneten Figur, wie ein

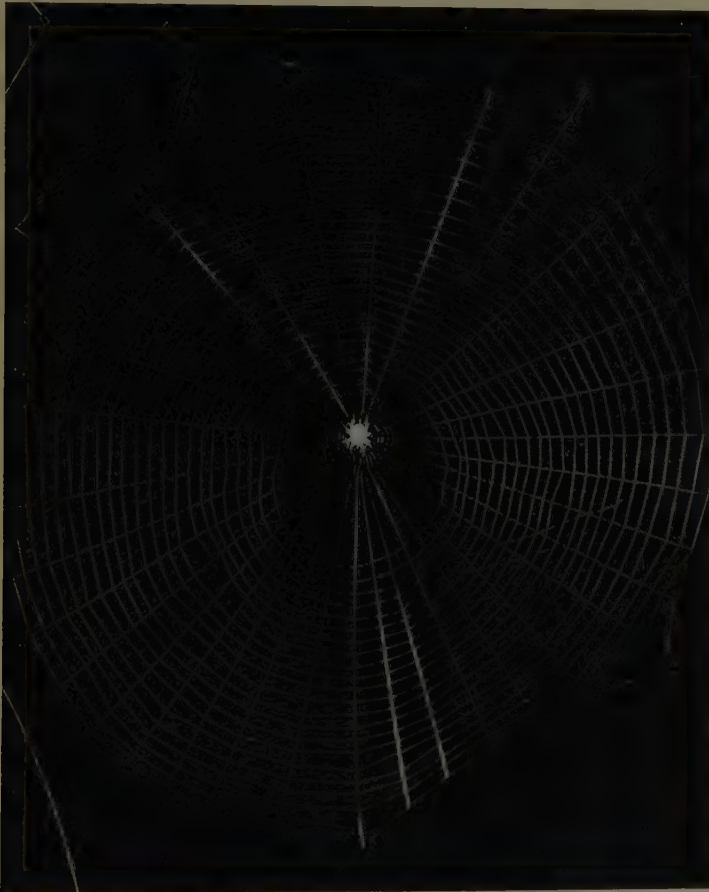


Abb. 13. Netz einer wenige Millimeter langen Kreuzspinne. Photo.

Vergleich der Abb. 14 mit den Abb. 6 oder 7 lehrt; diese Ellipse streckt sich ebenfalls mit dem Wachstum der Spinne.

Bei diesen Zusammenhängen fragt es sich, was Ursache und was Wirkung ist. Es ist nicht erwiesen, daß die eigentümliche Anordnung der Tarsenspitzen irgendwie im Körperbau vorgebildet ist. Es wäre denkbar, daß die Spinne die Stellung der Beine der jeweiligen Form des Netzes anpaßt. Hier könnten Versuche weiterhelfen, in denen die Spinnen in Netze von verschiedener Form übertragen würden. — Wenn

uns die Untersuchungen über die zentrische Anordnung des Körpermittelpunktes gezeigt hatten, daß die Lage desselben im ganzen System gewisse Eigentümlichkeiten des Körperbaues zugrunde liegen, so wäre also doch noch die Frage zu prüfen, ob und inwieweit nicht auch hier noch außerdem aktive Anpassung der Gliederstellung an die Verhältnisse des Netzes eine Rolle spielt. Und entsprechendes gilt auch für die Beziehungen zwischen den Beinwinkeln und den Sektorenwinkeln.

Neue Fragen.

Als Aufgabe für künftige Arbeiten ergibt sich aus den Untersuchungen außer dem weiteren Verfolg der aufgedeckten Zusammenhänge vor allem



Abb. 14. Wenige Millimeter lange Kreuzspinne, in der Warte ihres Netzes in Lauerstellung. Photo.



Abb. 15.
Gasteracantha spec. (Aus McCook 1889.)



Abb. 16.
Acrosoma spinea. (Aus McCook 1889.)

die Prüfung zweier spezieller Fragen, zunächst: Ist es möglich, die bei den Radnetzspinnen nicht seltene Auflösung der Peripherie des Opisthosoma in strahlig auslaufende Fortsätze als eine Einordnung in die strahlige Struktur des Netzes zu deuten? Abb. 15 und 16 liefern für derartige Spinnenformen Beispiele. Ferner: Bestehen gesetzmäßige Zusammenhänge zwischen der Bevorzugung entsprechender räumlicher Dimensionen im Körperbau und im Netz? Anscheinend tritt bei den Radnetzspinnen mit zweidimensionalem Netz auch in der ganzen Körpergestalt (Richtung der Dorsoventralachse) die 3. Dimension zurück, während bei den Theridiiden alle drei Dimensionen sowohl in ihrem „Kugelnetz“ wie in

ihrem Körperbau anscheinend recht gleichmäßig berücksichtigt sind. Interessant sind auch diejenigen Arten, deren *Opisthosoma* mehr oder weniger regelmäßige stereometrische Gebilde darstellt, wie z. B. eine Pyramide. Eine hübsche Zusammenstellung solcher interessanter Formen findet sich bei BERLAND (1932).

Das Zeichnungsmuster der Kreuzspinne.

Zum Schluß in diesem Zusammenhang noch eine Beobachtung über das Zeichnungsmuster der Kreuzspinne. Die so auffällige Kreuzzeichnung besteht bekanntlich aus einem weißen Fleck, von dem aus die vier weißen Balken des Kreuzes ihren Ursprung nehmen (vgl. Abb. 6). Dieser Fleck ist gegenüber dem geometrischen Mittelpunkt der Körperlängsachse ein wenig nach vorn verschoben. Messen wir an Photographien, ganz wie es vom Körpermittelpunkt beschrieben wurde, die Lage jenes Fleckes innerhalb der von den Tarsenspitzen bezeichneten Ellipse, so finden wir, daß er sehr genau mit dem geometrischen Mittelpunkt derselben zusammenfällt. Tabelle 11 zeigt das genauer. Aus 27 Messungen an 7 verschiedenen halbwüchsigen (Bezeichnung Nr. 200, 201, 203 I. 36, 205) bis adulten (Bezeichnung 203 VII. 36, ad. ♀ und bald ad. ♂) Tieren ergibt sich ein mittlerer Quotient von 1,066. Der weiße Fleck also, und nicht eigentlich der Mittelpunkt der Körperlängsachse bezeichnet den geometrischen Mittelpunkt der ganzen Gestalt. Und wenn wir oben eine geringe Differenz zwischen der geometrischen Lage der Nabe im Fangbereich des Netzes einerseits und dem Mittelpunkt des Körpers in der von den Beinen beschriebenen Ellipse andererseits gefunden hatten, so ergibt sich aus den neuen Messungen, daß der weiße Mittelfleck der Kreuzzeichnung denjenigen Punkt bezeichnet, der sich in die von den Tarsenspitzen beschriebene Ellipse und damit auch in die Ellipse des Fangbereiches harmonisch einfügt.

Tabelle 11. Die Lage des Mittelfleckes der Kreuzzeichnung.

Bezeichnung der Spinne	Mittlerer Quotient	Minimum	Maximum	Zahl der Messungen
203. I. 36	1,00	0,88	1,13	4
203. VII. 36	0,93	0,77	1,07	4
205	1,12	1,01	1,24	9
adultes ♀	1,06	0,89	1,24	2
bald adult. ♂	0,94	—	—	1
201	1,13	1,05	1,21	3
200	1,20	1,09	1,31	4

Gesamtzahl der Messungen . . . 27
Gesamtmittelwert 1,066

Wenn ich weiter gehe und auf die Einordnung des Kreuzbalkenmusters in die Struktur des Radnetzes hinweise, so ist das freilich eine billige Feststellung. Aber vielleicht könnten eingehende Untersuchungen doch gewisse gesetzmäßige Beziehungen zwischen der Ornamentik des Spinnenkörpers und der Struktur des Netzes ans Licht bringen.

Zusammenfassung und Ausblick.

Die Fläche des Kreuzspinnennetzes ist in der Vertikalrichtung zur Gestalt einer mehr oder weniger regelmäßigen Ellipse ausgezogen. Ihre große Achse verhält sich zur kleinen Achse im Mittel annähernd wie 1,24, wenn man ältere Tiere berücksichtigt. Die Ebenen von 25 solchen Netzen waren 0—19° gegen die Vertikale geneigt. Es ergibt sich ein mittlerer Neigungswinkel von 8,6°. Mit zunehmendem Neigungswinkel nähert sich die Fläche des Fangbereichs der Kreisgestalt. Es ist daher verständlich, daß für *Meta reticulata*, eine Radnetzspinne, für deren Netz eine mittlere Neigung von 35,2° gefunden wurde (35 Netze), sich ein mittlerer Quotient der Ellipsenachsen von 1,11 ergab.

Die Lage der Nabe des untersuchten Kreuzspinnennetzes schwankte um den geometrischen Mittelpunkt der Fangfläche und fiel im Idealfall — wie im Mittel aus einer größeren Anzahl von Netzen — mit demselben zusammen. Bezüglich der Größe und der Gestalt der Warte ist festzuhalten, daß die Warte mit dem Wachstum der Spinne relativ zur Körpergröße der Spinne kleiner wird und sich dabei immer mehr von der Kreisgestalt entfernt und zu einer immer mehr gestreckten Ellipse wird. Die Ausdehnung der freien Zone um die Warte ist um so größer, je größer die Differenz zwischen den Abständen der Umgänge der Befestigungsspirale voneinander und den Abständen der innersten Fangfäden voneinander ist.

Nimmt man das Verhältnis der Hauptachse der Netzfläche zur Länge der Spinne (= Spanne zwischen erstem und letztem Beinpaar), so erhält man ein Maß für die relative Größe des Netzes. Es ergibt sich die Regel, daß die Winkel zwischen den Radialfäden mit zunehmender relativer Größe des Netzes kleiner werden, wenn man die Netze ein und desselben Häutungsstadiums einer Spinne miteinander vergleicht. Ferner zeigen diese Messungen, daß die relative Netzgröße mit dem Wachstum der Spinne bedeutend abnimmt. Die genauen Zahlenwerte hierzu finden sich in Tabelle 5. Die Verteilung der Radialfäden folgt der Regel, daß die Sektorenwinkel innerhalb der Netzebene von oben nach unten abnehmen, derart, daß sich bei etwa halbwüchsigen Tieren die 6 obersten zu den 6 untersten ungefähr wie 17:10 verhalten.

Betrachten wir die Kreuzspinne, ferner *Aranea undata* und *Zilla litterata* in der Warte ihrer Netze in Lauerstellung, so erkennen wir, daß sich gewisse Verhältnisse des Körperbaues und der Anordnung der Beine im Bauplan des Netzes widerspiegeln. Teils exakte Messungen, teils bloßes Abschätzen lehren uns nämlich folgendes: Denken wir uns die Tarsenspitzen in der Netzebene durch eine geschlossene Kurve verbunden, so erhalten wir ähnliche Figuren wie sie der Fangbereich des Netzes darstellt, bei der Kreuzspinne eine Ellipse, bei *Zilla* ein Oval. Die Lage der Körpermittelpunkte innerhalb der bezeichneten Figuren entspricht jeweils der Lage der Nabe innerhalb der Netzfläche.

Bei der Kreuzspinne liegen beide Punkte annähernd zentrisch, bei *Aranea undata* sind sie nach oben verschoben, so daß sich ein Verhältnis des unteren zum oberen Abschnitt von angenähert 1,5:1 im Mittel ergibt. Bei *Zilla* beträgt das entsprechende Verhältnis für Körper und Netz angenähert 2:1 im Mittel. Die Beine der Kreuzspinne sind so angeordnet, daß das 3. und 4. Beinpaar einerseits und das 1. und 2. Beinpaar andererseits Winkel einschließen, die sich sehr angenähert wie die obersten zu den untersten Sektorenwinkeln verhalten, nämlich auch ungefähr wie 17:10.

Hier setzt das Experiment ein: Durch beiderseitige Amputation eines Vorderbeines werden 6beinige Spinnen hergestellt. Dieselben bauen Netze, in denen die Anordnung der Radialfäden im Sinne der künstlichen Änderung der Winkel zwischen den Beinen von der Norm abweicht. Eine quantitative Übereinstimmung mit den neuen Verhältnissen wurde allerdings nicht beobachtet.

Wir nähern uns mit diesem Experiment der Frage, aus welchen Quellen der Instinkt der Spinne schöpft. Der positive Ausfall des Amputationsversuches und die bezeichnete Übereinstimmung in den Strukturverhältnissen legen uns die Hypothese nahe, der Bauplan des Netzes sei gleichsam eine Projektion des Körperbauplanes. Es wird meine Aufgabe sein, diese Hypothese weiter zu prüfen. Sie gibt durchaus nicht die einzige Möglichkeit für die Erklärung der aufgedeckten Entsprechungen. Denn dieselben könnten auch darin begründet liegen, daß der Ausgestaltung des Spinnenkörpers die gleichen Gesetzmäßigkeiten zugrunde liegen, denen das Tier auch bei seiner instinktiven Tätigkeit folgt. Damit berühren wir die alte Auffassung einer wesenhaften Verwandtschaft oder Identität von Vorgängen der organischen Formbildung und Instinkt-abläufen¹. Vielleicht, daß die Spinne ein günstiges Objekt ist, diesen Ideen in naturwissenschaftlicher Weise näher zu kommen.

Literaturverzeichnis.

Berland, L.: *Les Arachnides*. Paris 1932. — **Fabre, J. H.:** *Souvenirs entomologiques*, 9. sér. Paris 1905. — **McCook, H. C.:** *American Spiders and their Spinning-Work*, 1. Philadelphia 1889. — **Peters, H.:** Experimente über die Orientierung der Kreuzspinne *Epeira diademata* Cl. im Netz. Zool. Jb., Zool. u. Physiol. **51** (1932). Kleine Beiträge zur Biologie der Kreuzspinne *Epeira diademata* Cl. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **26** (1933). — **Wiehle, H.:** Beiträge zur Kenntnis des Radnetzbaues der Epeiriden, Tetragnathiden und Uloboriden. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **8** (1927). Beiträge zur Biologie der Araneen, insbesondere des Radnetzbaues. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **11** (1928). — Neue Beiträge zur Kenntnis des Fanggewebes der Spinnen aus den Familien *Argiopidae*, *Uloboridae* und *Theridiidae*. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **22** (1931a). — *Araneidae*. In: Die Tierwelt Deutschlands und der angrenzenden Meeressteile. Begründet von Fr. Dahl, weitergeführt von M. Dahl und H. Bischoff. Jena 1931b.

¹ Vgl. SCHOPENHAUER: Die Welt als Wille und Vorstellung oder DRIESCH: Philosophie des Organischen.

(Aus dem Institut für experimentelle Biologie, Moskau
[Direktor: Prof. N. K. KOLTZOFF.])

VERGLEICHEND EMBRYOLOGISCHE STUDIEN ÜBER DIE TYPEN DER EMBRYONALANPASSUNGEN BEI HIRUDINEEN UND NEMERTINEN.

Von
G. A. SCHMIDT.

Mit 5 Textabbildungen (10 Einzelbildern).

(Eingegangen am 5. Dezember 1936.)

1. Einleitung.

Als Typus der Embryonalanpassungen bezeichne ich die Gesamtheit der Merkmale, die spezifisch mit den Entwicklungsbedingungen zusammenhängen. Dieser Begriff umfaßt den ganzen Komplex der verschiedenen Eigenschaften, die Eigröße, den Bau der Eihüllen, die larvale Nahrung, das Vorhandensein der provisorischen Organe, ihr Bau und ihre Funktion und den Grad der Entwicklung der Embryonalanlagen zur Zeit des Auschlüpfens der Larve aus den Eihüllen.

Man kann in diesen so verschiedenen Merkmalen etwas Gemeinsames feststellen. Wenn man die verschiedenen Typen der Embryonalanpassungen miteinander vergleicht, kann man sehen, daß einzelne Merkmale durch zwei Grundmomente bestimmt sind. Erstens durch das Vorhandensein oder das Fehlen der larvalen Nahrung, welche mit der Bildung einer Reihe provisorischer Anlagen zusammenhängt. Die Bildung dieser provisorischen Anlagen möchte ich als eingeschaltete Morphogenese bezeichnen. Als zweites Grundmoment kann die Dauer der Embryonalentwicklung genannt werden, welche von der Kompliziertheit des Tierbaues abhängig ist. Als Grundlage zu diesen Feststellungen dienten die weiter unten beschriebenen vergleichend embryologischen Studien über Hirudineen und Nemertinen.

In jeder großen Tiergruppe findet man verschiedene Typen der embryonalen Anpassungen, und diese können selbst im Rahmen einer engen systematischen Gruppe sehr verschiedenartig auftreten. Die Untersuchungen der Unterschiede zwischen den Typen der embryonalen Anpassungen sind dadurch interessant, daß sie erstens die Grundlagen zur Bewertung dieser Unterschiede geben, und daß sie zweitens die Möglichkeit der Erforschung genetischer Zusammenhänge zwischen den verschiedenen miteinander verwandten Typen geben. Dadurch kommt man zur Hauptfrage dieser Untersuchung, und zwar: welche Gesetzmäßigkeiten des Wechsels der Entwicklungsweisen können wir feststellen? Bei diesen Untersuchungen bin ich zu einigen morphologischen Gesetzmäßigkeiten gekommen, die ich weiter unten darlege.

Die Frage der Beziehung der Embryonalanpassungen zur Entwicklung der endgültigen Organe wird nur soweit behandelt, als diese ihren Einfluß auf die Anlage der endgültigen Teile des Organismus ausüben.

2. Über die Beziehungen zwischen den drei Hauptentwicklungstypen in der Gruppe der Anneliden.

In der Gruppe der Anneliden lassen sich drei Typen von Embryonalanpassungen unterscheiden. Das sind der larvale Trochophorentypus (bei Polychäten und Archianneliden), der larvenlose Typus, ohne larvale Ernährung (in allen drei Hauptgruppen) und der unfreie larvale Typus, meistens eiweißschluckender Typus genannt — bei den Oligochäten und Hirudineen.

Wie soll man sich die genetischen Beziehungen zwischen den drei Typen vorstellen? Da im großen und ganzen die Polychäten sich als Stammgruppe erweisen, so ist die Tatsache, daß der Trochophorentypus nur bei den Polychäten vorkommt, damit zu erklären, daß dieser Typus im Vergleich zu den beiden anderen der primitivere ist. Dieser Schluß wird durch die vergleichende Untersuchung der Entwicklungstypen bei den Polychäten bestätigt. Bei den Archianneliden ist die trochophore Entwicklung besonders typisch. Bei Polychäten, wie *Capitellidae*, sofern die Lebensbedingungen diesen Typus nicht begünstigen (besondere Brutrohre, in denen die Eier abgelegt sind), entsteht noch der zweite Typus, der larvenlose (H. EISIG, 1899). Die Eier sind groß, das freie Larvalstadium fehlt und aus den Eihüllen schlüpft ein Lebewesen aus, welches schon die Hauptzüge der endgültigen Form hat.

Der trochophore Typus verschwindet vollkommen bei den Oligochäten und Hirudineen. Da die Entstehung beider Gruppen die Folge einer Anpassung der Polychäten-Urformen an ein neues Milieu, an das Süßwasser, ist (VEJDOWSKY, 1888—1892), so kann man sagen, daß der erste Typus als der primitivere unter allen drei Haupttypen der embryonalen Anpassungen bei Anneliden zu betrachten ist.

Die zweite Stufe ist der larvenlose Typus mancher Polychäten, *Oligochaeta-Microdrili* und Glossosiphoniden. Da bei diesem Typus die larvale Ernährung fehlt, so sind noch andere Anpassungsmerkmale zu verzeichnen, z. B.: das Fehlen oder die Rückbildung der larvalen Organe (larvale Muskulatur, Protonephridien, besonderer Schwimmlappen und Schwimmgürtel). Auch der Typus der Primärkeimblätterbildung wird verändert (s. SCHMIDT, 1917—1925). Bei den Oligochäten und Hirudineen kommt noch ein dritter Typus vor, der bei den Polychäten fehlt, nämlich der eiweißschluckende Typus (bei *Oligochaeta-Megadrili*, bei *Hirudinea-Archynchobdellea* und *Ichtyobdellidea*).

Eine Reihe von Tatsachen spricht dafür, daß dieser dritte Typus, welchen wir als den der unfreien larvalen Entwicklung bezeichnen können, aus dem larvenlosen hervorgegangen ist. Dazu kommen noch zwei Tat-

sachen: a) die unfreie Larvalentwicklung findet man bei den mehr spezialisierten Gruppen, und b) die gesamten Entwicklungsprozesse, Furchung, Keimblätterbildung, Organogenese sind bei diesem dritten Typus mehr sekundärer Natur, mehr spezialisiert, als beim larvenlosen Typus.

Diese Vergleiche ermöglichen es, folgendes *Verhältnis* zwischen den drei Typen festzustellen: *Der primitivste Typus ist der der freien larvalen trochophoren Entwicklung, dann wird dieser durch den larvenlosen ersetzt, und dieser wiederum durch den unfreien larvalen Typus.*

Die Beziehung zwischen den drei Typen kann man sich folgendermaßen vorstellen: Ausgangstypus ist die freie larvale Trochophorenentwicklung. Diese wird durch die larvenlose Entwicklung ersetzt. Und dann wird der larvenlose Typus noch einmal durch einen larvalen ersetzt, d. h. ein Zustand wird durch den entgegengesetzten abgelöst. Die Entwicklung geht trotz dieses scheinbaren Hin- und Herpendelns aber immer progressiv, da jeder Zustand eine Reihe neuer Merkmale aufweist, und durch neue Bedingungen der Außenwelt bedingt ist. An sich stellt jeder Typus die vollkommenste Anpassung an die Lebensbedingungen dieser oder jener Gruppe dar. Die Entwicklung geht in der Art einer Spirale — bekommen einige Formen (*Oligochaeta* - *Microdrili*, *Arhynchobdellea*) wieder den larvalen Typus, den ihre Vorfahren einmal hatten, so heißt dies nicht die Wiederherstellung der ursprünglichen Formen, sondern nur eine Wiederholung gewisser ähnlicher Momente (Larvalorgane, larvale Nahrung usw.).

3. Über die Parallelentstehung des eiweißschluckenden Typus in den Gruppen der *Arhynchobdellea* und *Rhynchobdellea*.

Die gemeinsame Herkunft der Rhynchobdellen und Arhynchobdellen können wir als eine genügend begründete Tatsache betrachten. Als die schwerwiegendsten Beweise dafür sind hauptsächlich die gleiche Zahl der Segmente und der in seinen Grundzügen gleiche Bau des Zentralnervensystems anzuführen. Im Bau mancher Organsysteme sind aber auch große Unterschiede zu vermerken, wie z. B. im Bau des Gefäßsystems, was zu bestimmten Schlußfolgerungen führt. Das totale Fehlen der echten Blutgefäße spricht für eine sekundäre Entstehung der Arhynchobdellen. Auch im Bau des Geschlechtsapparates finden wir klare Beweise dafür, daß die Arhynchobdellen als die sekundär veränderte Blutegelgruppe zu betrachten ist, daß also im großen und ganzen die heutigen Rhynchobdellen eine Gruppe mit viel primitiverem Bau als die Arhynchobdellen sind.

Diese Folgerung gibt uns wichtige Aufschlüsse über das Verhältnis zwischen den Typen der Embryonalanpassungen beider Gruppen. Der einzige Entwicklungstypus der Arhynchobdellen ist der sog. eiweißschluckende Typus (R. BERGH, 1885; O. BÜRGER, 1891—1894; SUKAT-SCHOFF 1903). Er zeichnet sich durch folgende Hauptzüge aus: 1. Die Eier sind klein und dotterarm. Sie sind in eine Eiweißmasse abgelegt,

die sich in einer Kapsel befindet. 2. In frühen Stadien der Entwicklung wird eine Larve gebildet, die frei beweglich ist und das sie umgebende Eiweiß verschluckt. 3. Im Zusammenhang mit der unfreien larvalen Entwicklung werden verschiedene provisorische Organe gebildet, wie Larvalnephridien, Larvalschlund und andere. 4. Für diesen Typus ist auch die Spezialisierung der sog. Keimstreifen charakteristisch. Man kann von einem Einfluß der Anpassungsmerkmale auf die Entwicklung der Primitivorgane sprechen, z. B. entwickelt sich das endgültige Hautepithel aus den Keimstreifen und nicht aus dem Larvalektoderm, wie bei primitiveren Formen.

Die Rhynchobdellen teilen sich in zwei große und mannigfaltige Gruppen, die *Glossosiphonidae* und *Ichtyobdellidae*. Diese beiden Gruppen können auch nach ihrer Lebensweise charakterisiert werden: *Glossosiphonidae* sind meistens Ectoparasiten auf langsam beweglichen Tieren, hauptsächlich auf Schnecken. Nur einige Formen parasitieren auf höheren Tieren, z. B. *Hemiclepsis* parasitiert auf Fischen, *Hämenteria* auf Schildkröten und zum Teil auch auf Menschen; einige Arten der Gattung *Protoclepsis* sind Parasiten der Vögel und seltener mancher Mammalien. *Ichtyobdellidae* sind im großen und ganzen Fischegel; nur ausnahmsweise parasitieren sie auch auf anderen Tieren, wie *Ozobranchus* auf Schildkröten, *Johannsonnia* auf *Pantopoda*, *Crangonobdella* auf *Sclerocrangon* (*Decapoda*). Die Mehrzahl der Gattungen (mehr als 15 nach SELENSKY, 1915—1923) sind Fischparasiten. Die ökologischen Beziehungen in der Gruppe der Rhynchobdelliden sind insofern interessant, als sie den allgemeinen Schluß zulassen, daß diejenige Gruppe als die differenziertere, die sekundäre zu betrachten ist, bei der der Parasitismus mehr spezialisiert ist. In der Tat ist der Ectoparasitismus bei Ichtyobdelliden, wo in den meisten Fällen der Wirt schnell beweglich ist und glatte Haut besitzt, weiter entwickelt als der Parasitismus bei den Glossosiphoniden, bei denen der Wirt meistens langsam beweglich ist.

Vergleichend morphologisch betrachtet kann man sagen, daß die Glossosiphoniden im allgemeinen primitiver organisiert sind als die Ichtyobdelliden (s. OKA, 1902; LIWANOFF, 1903). Man kann kurz sagen, daß die Ichtyobdelliden einen großen, hoch spezialisierten Zweig der Glossosiphoniden darstellen. Manche Verfasser (s. LIWANOFF, 1903) sind der Meinung, daß die *Ichtyobdellidae* aus Formen hervorgegangen sind, die den jetzigen *Hemiclepsis marginatus* ähnlich sind. LIWANOFF zeigt manche anatomische Details, die dafür sprechen (1903, S. 356).

Bei diesen verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen beiden Familien ist es interessant, die Prozesse der Embryonalentwicklung beider Gruppen zu vergleichen, und zwar die uns speziell interessierenden embryonalen Anpassungen (speziell s. Verf. 1—3). Es gibt zahlreiche Beweise dafür, daß die Entwicklungsweise der Ichtyobdelliden sich ohne Schwierigkeiten aus den der Glossosiphoniden (SCHMIDT, 1925, 1926, 1930) herleiten

Bildungen dar (Nervensystem und Muskulatur bei Ichtyobdelliden und bei Arhynchobdellen auch Körperepithel).

Das Entoderm wird bei den Ichtyobdelliden auf der Ventralseite angelegt und erreicht die dorsale Seite mit dem fortschreitenden Wachstum der Keimstreifen, so daß sein Vorderende schließlich bis auf die Mitte der dorsalen Seite kommt (Abb. 2—3).

Die phylogenetischen Zusammenhänge aller vier Gruppen zeigen die beiliegenden Schemen (s. Abb. 1).

Wir kommen also zu dem Schluß, daß auch die Embryologie deutliche Beweise dafür liefert, daß die Ichtyobdelliden aus Glossosiphoniden-

Vorfahren hervorgegangen sind. Das heißt für die uns interessierenden Fragen, daß die ganze Entwicklungsweise der embryonalen Anpassungen der Ichtyobdelliden aus dieser der Glossosiphoniden hervorgegangen ist.

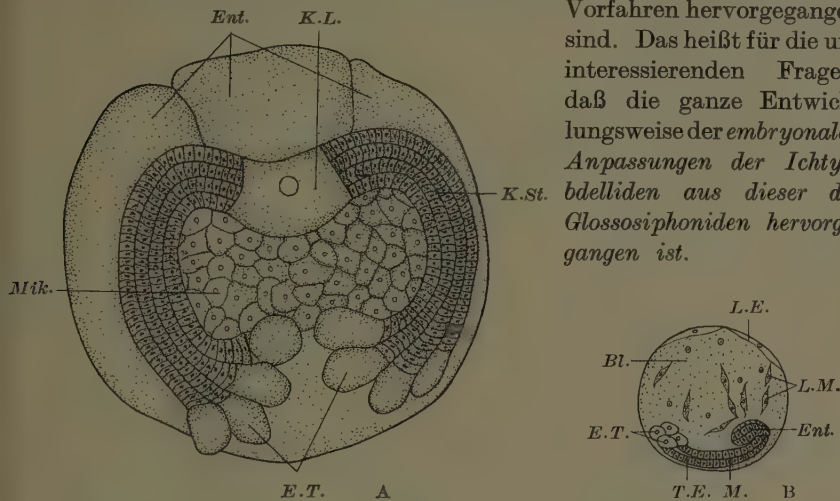


Abb. 2A und B. Halbschematische Darstellung der Embryonen gleichen Stadiums der zwei Familien der Rhynchobdellen. Die Abbildung zeigt die großen Unterschiede der Embryonen verschiedener Familien. A Der Embryo von *Hemiclepsis marginata* (nach WHITMAN) in einem Stadium der Entwicklung, welche durch Vorhandensein der kurzen Keimstreifen charakterisiert werden kann. Die Keimstreifen liegen auf dem animalen Pol des Eies. K.L. Kopflappen, K.St. Keimstreifen, Ent. entodermale Makromeren A, B, C, E. T. acht ektodermale Teloblasten, Mik. Mikromerenkappe. B Das Embryo von *Piscicola geometra* von der rechten Seite. Es hat das Aussehen einer Blase. Die kurzen Keimstreifen sind in diesem Stadium auf der vegetativen Seite angelegt und alle 8 teloblastischen Reihen wachsen parallel in der Längsrichtung. L.E. Larvalektoderm, Bl. die wachsende Furchungshöhle, L.M. Larvalmesenchym, Ent. entodermale, E.T. ektodermale Teloblasten, T.E. teloblastisches Ektoderm (stellt die äußere Schicht der Keimstreifens dar), M. mesodermal Streifen (die innere Schicht der Keimstreifen).

Da, wie gesagt, der eiweißschluckende Typus (die larvale unfreie Entwicklung der Arhynchobdellen) von Formen stammt, die wir noch nicht als echte Glossosiphoniden betrachten können, so kommen wir zu dem wichtigen Schluß, daß beide Typen der larvalen Entwicklung, der der Arhynchobdellen und der Ichtyobdelliden, parallel entstanden sind. Übrigens haben sie Merkmale, die für jeden von ihnen spezifisch sind: die Ichtyobdelliden haben keine Kopflappen, während die Arhyncho-

bdellen solche besitzen. Bei den Ichtyobdelliden fehlen larvale Nephridien, während bei allen Arhynchobdellen, deren Entwicklung untersucht wurde,

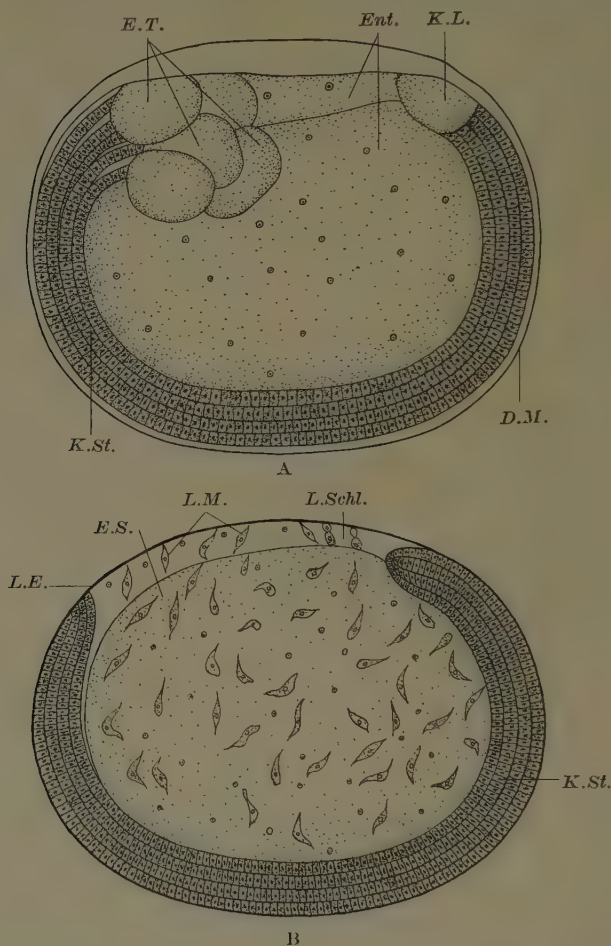


Abb. 3. Vergleich zweier annähernd gleichaltriger Embryonen der zwei Familien der Rhynchobdellen-Glossosiphoniden und Ichtyobdelliden, zu Anfang der Differenzierung der Keimstreifen. Die Größe der Embryonen, die ovale Körperform, die Lage und Größe der Keimstreifen sind in beiden Fällen ähnlich. Im übrigen sind die Embryonen verschieden. Der Embryo der Glossosiphoniden (A) hat große, dotterreiche Blastomeren, die den ganzen zentralen Teil des Embryos einnehmen. Solche Blastomeren fehlen beim Embryo der Ichtyobdelliden (B). Hier füllt ein Eiweißsack den zentralen Teil des Embryos (d. h. das Entoderm mit dem verschluckten Eiweiß des Kokoninhaltes). Der Embryo der *Piscicola* hat stark entwickeltes Mesenchym und einen larvalen Schlund. D.M. Dotttermembran, L.Schl. Larvalschlund, E.S. Eiweißsack. Die anderen Bezeichnungen wie bei Abb. 2.

solche existieren. Das Charakteristischste für die Larvalformen der Ichtyobdelliden ist ihr kugeliges Aussehen und ihre geringe Beweglichkeit in den Frühstadien der Entwicklung. Die Larve der Ichtyobdelliden

stellt also ein System dar, das nach allmählichem Wachstum, in späteren Stadien nachdem das Eiweiß verschluckt ist, in Embryonalformen übergeht, die den embryonalen Stadien der Glossosiphoniden sehr nahekommen.

Durch diese Tatsachen und vergleichenden Betrachtungen sind wir in der Lage den allgemeinen Schluß zu ziehen, daß der unfreie larvale Typus in den Gruppen der Arhynchobdellen und der Ichtyobdelliden parallel entstanden ist. Eine wichtige Tatsache, deren Bedeutung weiter unten besprochen wird, ist die parallele Entstehung der in ihren Grundzügen gleichen embryonalen Anpassungen in zwei Gruppen der Blutegel.

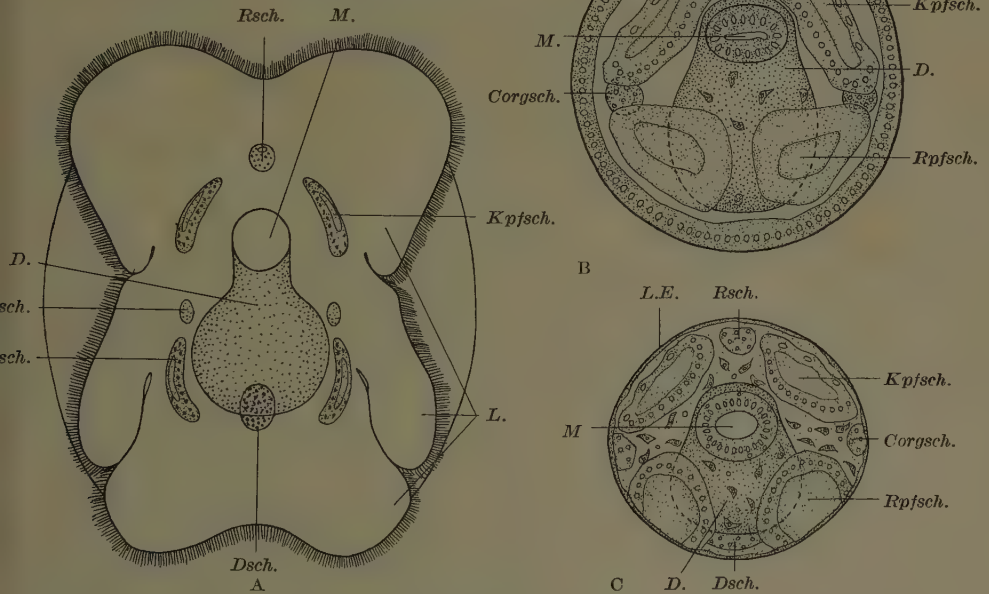


Abb. 4. Entwicklungstypen der Embryonen der drei Heteronemertinen, zur Zeit des Auftretens der ganzen Zahl (8) der Keimscheiben. A *Piliidium auriculatum* von der ventralen Seite. Charakteristisch ist die bilateral symmetrische Anordnung der Keimscheiben. Das Zusammenwachsen der Keimscheiben hat noch nicht begonnen. B Ein Embryo des ersten Typus der Entwicklung von *Lineus gesserensis-ruber* (sog. DESOR-Typus). C Ein Embryo des zweiten Typus der Entwicklung (sog. SCHMIDT-Typus) von *Lineus gesserensis-ruber*. Alle Embryonen sind von der ventralen Seite dargestellt. L.E. Larvales Ektoderm, L.M. Larvalmesenchym, Rsch. Rüsselscheibe, Kpfsch. Kopscheiben, Corgsch. Cerebralorgan-scheiben, Rpfsch. Rumpfscheiben, Dsch. Dorsalscheiben, D. Darm, M. Mundöffnung, L. die Lappen des Piliidiums.

4. Der embryonale Dimorphismus bei *Lineus gesserensis-ruber* aus Kola-Golf und aus Roscoff und die Zusammenhänge zwischen den beiden Typen der embryonalen Anpassungen.

Bei *Lineus gesserensis-ruber* sind zwei Entwicklungstypen, die zu gleicher Zeit existieren, festgestellt. Die Einzeltiere legen diese oder jene

Laichsorte gleichzeitig (d. h. in gleicher Brutperiode) ab. Mit Heterogonie haben wir es hier also nicht zu tun. Die Unterschiede zwischen beiden Typen beziehen sich auf die Zahl und Größe der Eier und den Bau der Gelege. Im zweiten Typus stirbt der größte Teil der Eier in den Furchungsstadien ab, und diese werden von anderen entwicklungsfähigen Eiern verschluckt.

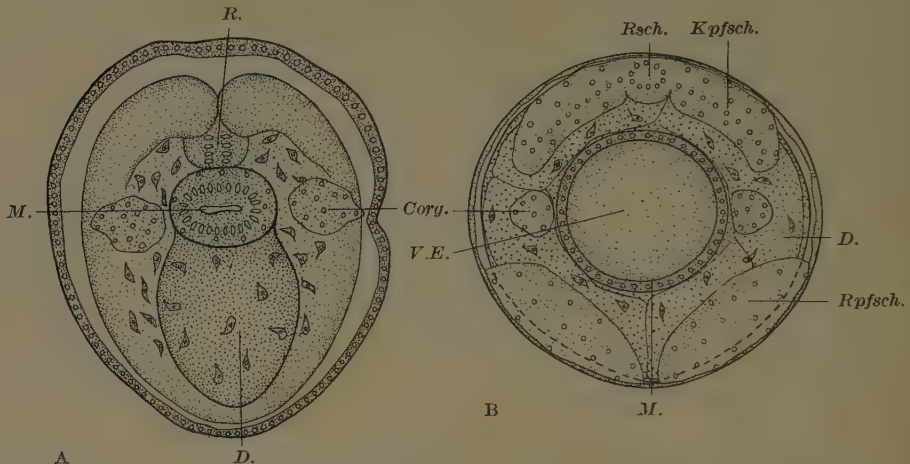


Abb. 5. Zwei annähernd gleiche Entwicklungsstadien der ersten und zweiten Entwicklungstypen von *Lineus gesserensis-ruber*. Der Embryo des ersten Typus (A) zeigt das Zusammenwachsen der Keimscheiben. Um den Embryo herum bildet das larvale dickwändige Ektoderm eine Cyste. Der Embryo des zweiten Typus (B) zeigt die Verzögerung des Zusammenwachsens der Keimscheiben infolge des Verschluckens der Eier. Nur die Kopfscheiben sind mit der Rüsselscheibe zusammengewachsen. R. Rüssel, Corg. Cerebralorgane, v. E. verschluckte Eier. Die anderen Bezeichnungen wie auf Abb. 4.

Jede Nemertine legt nur eine Sorte von Gelegen. Es wurde noch eine wichtige Beobachtung gemacht: die Gelege der ersten werden von Nemertinen abgelegt, die grünlich sind (von hellgrün bis dunkel, fast schwarz-grün), und die Gelege der zweite Sorte werden von *Lineus*-Tieren abgelegt, die rötlich sind — von hellrot bis dunkelrot-braun. Die morphologischen Unterschiede der erwachsenen Formen sind, mit Ausnahme der Farbunterschiede, sehr gering. Wären keine Unterschiede in den Gelegen und im Typus der Embryonalentwicklung da, so hätte man von Färbungsvariationen sprechen können. Hierzu sei bemerkt, daß wir von dem ersten und zweiten Typus nur aus historischen Gründen sprechen. Der erste wurde zum erstenmal vor 84 Jahren von DESOR beschrieben, der zweite vom Verfasser vor 5 Jahren. Eine Reihe morphologischer Unterschiede sind auf den beigelegten Abbildungen zu sehen (Abb. 4 und 5).

Es fragt sich nun, welcher Typus ist der primitivere? Oder mit anderen Worten — ist der erste Typus aus dem zweiten entstanden, oder umgekehrt? Da wir es hier mit Variationen innerhalb einer Art zu tun

haben, so ist diese Fragestellung berechtigt. Bei eingehender Untersuchung dieser Frage kamen wir zu dem Schluß, daß der zweite Typus aus dem ersten hervorgegangen ist: a) beim ersten Typus sind alle Eier entwicklungsfähig, beim zweiten nur ein geringer Teil derselben, b) beim zweiten Typus ist die Entwicklung auch ohne Verschlucken der Eier möglich.

Wir haben also hier die seltene Möglichkeit, den Übergang eines Typus der Embryonalanpassungen in einen anderen unmittelbar zu beobachten.

Was veränderte sich beim Übergang des ersten Typus in den zweiten? Die Eigröße wurde vermindert, der größte Teil der Eier verlor die Fähigkeit, sich nach der Furchungsperiode zu entwickeln. Als Folge dieser primitiven Veränderungen sind auch weitere Veränderungen im Bau der Larvalorgane entstanden, das Ektoderm wurde dünn, der Larvalschlund wurde viel mächtiger, ebenso auch das Mesenchym, das augenscheinlich die Vorrichtung zum Verschlucken der absterbenden Eier darstellt.

Der Prozentsatz der Einzeltiere in *Roscoff* (s. SCHMIDT, 1934), wo die Nemertinen der roten Reihe etwa 7mal soviel Tiere ausmachte wie der der grünen, gibt Gründe zu der Annahme, daß der zweite Typus besser an die Bedingungen der Flut-Ebbezone angepaßt ist als der erste. Ob dabei der bessere Schutz der Eier die Hauptrolle spielt, oder die größere Lebensfähigkeit der ausgeschlüpften Tierchen, oder irgendwelche anderen Momente, läßt sich zur Zeit nicht sagen.

5. Die genetischen Zusammenhänge zwischen den Typen der Embryonalanpassungen bei den Nemertinen.

Innerhalb der Gruppe der Heteronemertinen kann man drei aufeinanderfolgende Typen der Embryonalanpassungen feststellen. Als Grundtypus für die ganze Gruppe kann man den Pilidiumtypus ansehen, welcher bei allen Vertretern dieser großen Gruppe vorkommt, mit (soviel bis jetzt bekannt ist) einer einzigen Ausnahme, nämlich des *Lineus gesserensis-ruber*. Bei *Lineus gesserensis-ruber* gibt es, wie wir eben besprochen haben, zwei verschiedene Typen der Embryonalanpassungen.

Die Beziehung zwischen den drei Typen kann man folgendermaßen darstellen: *Der Ausgangstypus der Entwicklung ist der Pilidiumtypus, dann folgt der erste Typus und als dritte Stufe der zweite Typus, des Lineus.* Beweise für diese Reihenfolge sind in bezug auf den ersten und zweiten Typus des *Lineus gesserensis-ruber* bereits angeführt. Für die Annahme, daß der Pilidiumtypus als Ausgangstypus der genannten Reihe zu betrachten ist, sind als Beweise außer der großen Verbreitung dieses Typus bei verschiedenen Vertretern der *Heteronemertini* auch noch morphologische Besonderheiten anzuführen, z. B. die symmetrische Anordnung der Keimscheiben beim Pilidium. Diese regelmäßige, bilateralsymmetrische Anordnung konnte sich nur bei solchen Larvalformen entwickeln, wo die

bilaterale Symmetrie äußerst ausgeprägt war. Die bilateralsymmetrische Anordnung der Keimscheiben im DESSOR-Typus, bei den rundlichen Larvalformen, ist nur als ein von den Pilidienformen überliefertes erbliches Merkmal zu betrachten. Im zweiten Typus ist diese bilateralsymmetrische Anordnung, besonders während der Stadien des Verschluckens, noch bedeutend weniger ausgeprägt.

Die Reihenfolge ist in ihren Grundzügen mit der der Anneliden vergleichbar. Aus dem freien larvalen Pilidiumtypus entwickelt sich der DESOR-Typus, bei dem die larvale Ernährung fehlt, und aus diesem noch einmal der larvale, aber unfreie zweite Typus des *Lineus gesserensis-ruber*.

Die Beweise für die Herkunft des larvenlosen Typus vom larvalen und des unfreien larvalen vom larvenlosen sind hier noch ausschlaggebender als bei den Anneliden.

Allgemeine Betrachtungen.

1. Über die Erscheinungen des Parallelismus bei der Entstehung der Typen der Embryonalanpassungen.

Im vorhergehenden waren kurz die Grundtatsachen angeführt, die für die parallele Entstehung der ähnlichen Typen der embryonalen Anpassungen in verschiedenen Gruppen der Anneliden sprechen. Es wurde ein gewisser Parallelismus im Wechsel der Typen der embryonalen Anpassungen bei Anneliden und *Heteronemertini* festgestellt.

Diese Erscheinungen des Parallelismus werden durch äußere Faktoren bedingt, d. h. durch ähnliche Bedingungen des Milieus. Als solche konnten wir den Einfluß des Aufenthaltswechsels von der Hochsee in Süßwassergewässer und dann in feuchte Erde feststellen. Ebensolche Bedeutung hat der Übergang vom Ectoparasitismus auf langsam beweglichen Wirten zum Parasitismus auf schnell beweglichen, schwer zugänglichen Tieren (der Fall der *Glossosiphonidae* und *Ichtyobdellidae*).

Die inneren erblichen Faktoren spielen dabei nur insofern eine Rolle, als bei der Entstehung jedem neuen Typus der Embryonalanpassungen die Variationen der entsprechenden Merkmale das Material zur Auslese geben. Wir haben hier also nicht mit Homologenreihen zu tun, sondern mit Vorgängen der Analogie. Die Ähnlichkeit der Strukturen ist die Folge der Ähnlichkeit der äußeren Bedingungen, die die Typen der Embryonalanpassungen in den verschiedenen Gruppen bedingten.

Bei WAWILOFF (1920) handelt es sich um die Erscheinungen des Parallelismus in der erblichen Variabilität in den verschiedenen Gruppen der *Gramineae*. Bei SAWARZIN (1934), wo die Erscheinungen des Parallelismus in der Bildung verschiedener Gewebelemente behandelt sind, entfernen sich diese Erscheinungen schon weiter von der Erbmasse selbst. Andererseits ist es hier viel schwieriger zu bestimmen, welche Beziehungen diese Erscheinungen zu äußeren Faktoren haben.

Die von mir beschriebenen Erscheinungen des Parallelismus kann man auf die Beziehungen dieser oder jener Gruppe zu den Bedingungen des Milieus zurückführen. In diesen parallelen Reihen befinden sich, hinsichtlich der genetischen Merkmale, nur solche Formen, bei welchen in dem Typus der Entwicklung starke Veränderungen entstehen. Die Einflüsse der Außenwelt spielen in den hier beschriebenen Variationen eine entscheidende Rolle. Der Parallelismus in den Formbildungsprozessen ist hier nichts anderes, als eine Äußerung der Anpassung an gleichwirkende Milieubedingungen in den verschiedenen Gruppen. Entscheidend sind dabei nicht die Milieubedingungen selbst, sondern ihre Einflüsse auf die Anpassungsprozesse dieser Tiere.

2. Über die Kriterien zur Festlegung genetischer Beziehungen zwischen den verschiedenen Entwicklungstypen.

Die Ansichten der Forscher über die Beziehungen zwischen den Larvalformen von Anneliden und Heteronemertinen gehen auseinander. Bei den Beziehungen zwischen den zwei Hauptformen der *Oligochaeta* sind sich die Autoren darin einig, daß einerseits *Microdrili* in näheren Beziehungen zu den *Polychaeta* stehen, und daß andererseits aus dieser Gruppe die Hirudineen entstanden sind. Es genügt uns also, hier festzustellen, daß die *Megadrili* die weitaus spezialisiertere Gruppe ist, und oft sogar Anpassungserscheinungen an das Leben auf oder in der Erde aufweist.

Der eiweißschluckende Typus des *Lumbricus* ist demzufolge eine Erscheinung, die in keinem genetischen Zusammenhang mit dem eiweißschluckenden Typus der Hirudineen steht. Im Gegenteil, es konnte der innige Zusammenhang zwischen dem larvenlosen Typus der *Microdrili* und der *Glossosiphonidae* festgestellt werden. Die *Microdrili* stellen diejenige Gruppe dar, aus der die *Glossosiphonidae* hervorgegangen sind.

Auch *Acanthobdella peledina* ist nach der Meinung von LIWANOFF (1905) aus der Gruppe der *Haplotaxidae*, *Olig-Microdrili*, hervorgegangen. Die Tatsache, daß hier bei dem Übergang von Süßwasseroligochäten zu ectoparasitischen Hirudineen keine großen Veränderungen in der Entwicklungsart eingetreten sind, erklärt sich daraus, daß ursprünglich der Parasitismus auf sich langsam bewegenden Tieren entstand, wodurch die Erhaltung der alten Entwicklungsart möglich war.

Die Art der Brutpflege, wie wir sie bei den *Glossosiphonidae* finden, ist eine Besonderheit dieser Gruppe. Bei *Branchiobdella*, wo wir auch mit Ectoparasiten zu tun haben, ist der larvenlose Typus der Entwicklung ohne besondere Brutpflege erhalten.

Es wäre äußerst interessant, diese Frage auch bei *Acanthobdella* zu klären. Gemäß dieser Ausführung über die Bedeutung der Entwicklungsweisen bei den Anneliden möchte ich annehmen, daß bei *Acanthobdella* die larvenlose Entwicklung vorkommt.

Die soeben dargelegten Ansichten über den Zusammenhang zwischen den verschiedenen Entwicklungsarten war früheren Autoren nicht bekannt. APATHY (1888—1891) meinte, daß als ursprüngliche Form der Hirudineen die *Ichtyobdellidae* zu betrachten seien. Diese Vermutung gründete er auf die irrige Vorstellung, daß die Ichtyobdelliden (1891, S. 231) die larvenlose Entwicklungsweise haben.

OKA (1902) meinte dagegen, die Glossosiphoniden seien primitiver als die *Ichtyobdellidae*. Alle Angaben bestätigen jetzt die letztere Ansicht, wie auch spätere Versuche von LIWANOFF zeigten. Aber beide Autoren gründeten ihre Ansichten auf vergleichend morphologische Studien der erwachsenen Formen, und die Frage nach den Beziehungen der Entwicklungsarten ließen sie außer acht.

SELENSKY (1915) hielt die Ansichten APATHYs über die Primitivität der *Ichtyobdellidae* für richtig, aber im Gegensatz zu APATHY hielt er bei Hirudineen nicht den larvenlosen Typus der Entwicklung für den primitiveren, sondern den unfreien larvalen. Deshalb sah SELENSKY in meiner Entdeckung des eiweißschluckenden Typus der *Piscicola geometra* die Bestätigung seiner Ansichten über die Primitivität der *Ichtyobdellidae* (1923).

APATHY stellte zwei Vermutungen an: 1. Als der primitivere bei Hirudineen erweist sich der larvenlose Typus. 2. Die *Ichtyobdellidae* ist die primitivere Gruppe unter den Hirudineen und soll deshalb den larvenlosen Typus darstellen. Die erste Vermutung wurde als richtig und die zweite als falsch festgestellt. Bei SELENSKY sind beide Vermutungen falsch, sowohl die der Primitivität des eiweißschluckenden Typus als auch die Primitivität der Gruppe der *Ichtyobdellidae*.

Beide Forscher sind geneigt, einen bestimmten Entwicklungstypus als Grundlage für die Evolution der Entwicklungstypen der ganzen Gruppe anzunehmen. Bei APATHY war es der larvenlose Typus. Bei SELENSKY war es der eiweißschluckende Typus, wobei er nicht auf die Frage einging, ob dieser Typus wirklich den primitiveren darstellt.

Ähnliches finden wir bei den Forschern, die sich mit der Frage der phylogenetischen Bedeutung der Entwicklungstypen bei den Nemertinen beschäftigten. Für DIECK (1874) gelten als Ausgangspunkt für die gesamte Gruppe der Nemertinen die Urformen mit ausgesprochener Metagenesis, d. h. solche Formen, die eine Pilidiumentwicklung haben. Von dieser Urform gehen drei Zweige ab: einer zu *Cephalothrix*-ähnlichen Formen (alle Proto- und Mesonemertinen), die zweite zum *Lineus gesserensis-ruber*, d. h. zum Desortypus, und dann der dritte zur *Tetrastemma* und allen Formen ohne *Metagenesis*, d. h. zu allen Formen mit direkter Entwicklung. Die theoretische Grundlage dieser Gedankengänge mag wohl die Vorstellung sein, daß es eine Urform geben muß, die die ganze Mannigfaltigkeit aller Formen erklären könnte.

Es fragt sich nun, wie kommt es, daß man als Ausgangstypus gerade einen mit hochspezialisierter Larvalentwicklung, wie das Pilidium, wählte? DIECK war aber der Meinung, daß die Urform einen ausgesprochenen Larvaltypus besitzen müsse.

Man kann dazu sagen, daß die primitiveren Nemertinen gerade den larvenlosen Typus der Entwicklung haben. Wenn bei den Anneliden der primitivere Typus der Trochophorentypus ist, so wird damit noch nicht gesagt, daß dieser kein hochspezialisierter sei, welcher sich aus solchen entwickelte, bei dem die Anpassungen an pelagische Lebensweise weniger entwickelt waren. Ebenso wird bei *Heteronemertini* der primitivere Typus für diese Gruppe der Pilidiumtypus sein, jedoch sind für die ganze Gruppe der Nemertinen die Vertreter ohne ausgesprochene Larvalformen die primitiveren.

25 Jahre nach DIECKs Arbeit finden wir bei ARNOLD (1898) ähnliche Angaben über die genetischen Zusammenhänge der Entwicklungstypen bei Nemertinen (S. 6—7): „Bei der Larve von *Cephalothrix* fällt der erste Prozeß (der der Keimscheibenbildung) ganz weg, und der Prozeß des Abstoßens des äußeren Epithels und des Erscheinens eines neuen, welches die definitive Körperwand bildet, kann man als von der DESORSchen Larve vererbten Delaminationsprozeß betrachten, welcher sich auf das ganze primäre Ektoderm ausbreitet. Bei *Prosorhochmus* kann man Spuren einer solchen Häutung bemerken, während bei anderen *Meta-nemertini* sich das Ektoderm nicht mehr häutet und definitiv bleibt.“ Es unterliegt keinem Zweifel, daß es tatsächlich gerade umgekehrt ist: die Formen, in welchen das larvale Ektoderm sich in das endgültige Hautepithel umwandelt, sind primitiver als solche, bei denen das larvale Ektoderm, ganz oder zum Teil, provisorisch ist.

ARNOLD schreibt mit Recht, daß das Pilidium primitiver als die DESORSche Larve ist (S. 2) „...: diese Besonderheit“ (daß die Gelege an Stellen abgelegt werden, die während der Ebbezeit trocken bleiben) „einer Halblandlebensweise des *Lineus gesserensis* muß man beim Vergleich des Pilidiums, einer pelagischen Larve (die allem Anscheine nach primitiver und den Tiefseeformen eigen ist), mit der DESORSchen Larve, die den Kokon bis zur Umwandlung ins Imago nicht verläßt, in Betracht ziehen.“

Die unkritische Annahme der Ansichten von DIECK führte ARNOLD zu absurden Ansichten über die Beziehungen der Entwicklungstypen bei den Nemertinen. BÜRGER hat schon mit Recht darauf hingewiesen (1907, S. 337), daß die primitiveren Nemertinen eine direkte Entwicklung haben müßten, und daß die larvale Entwicklung nur einer spezialisierten Gruppe, die der *Heteronemertini*, eigen ist. Aber das Verhältnis zwischen den zwei uns näher interessierenden Typen stellte er sich falsch vor, indem er nämlich den Pilidientypus vom DESORSchen Typus ableitete (1907, S. 337): „Im Gegensatz zu DIECK (1874) bin ich der Ansicht, daß der ursprünglichere Entwicklungstypus der Nemertinen der direkte ist, und

die freie schwimmende Larve, welche sich tatsächlich bei den höchsten Formen vorfindet, am Schluß steht.“ Seine Ansichten äußert er in einem Schema, in dem die Reihe der Formen von Nemertinen mit direkter Entwicklung durch die DESORSche Larve zum Pilidium geht.

Die scheinbar entgegengesetzten Ansichten von DIECK und BÜRGER sind insofern gleich, als beide bestrebt sind, die verschiedensten Formen in eine Anordnung zu bringen, wo diese allmählich ineinander übergehen. Nur bei dem einen sieht das so aus, daß alle Formen in der Richtung zum Typus der larvenlosen Entwicklung gehen, während bei dem anderen umgekehrt alles von der larvenlosen Entwicklung zur larvalen geht. Die ganze Methode der Beurteilung ist darauf begründet, die verschiedensten Formen in eine Reihe zu bringen, während sie in einem Falle von den Formen mit hochentwickelten Larvalformen durch eine Reihe Zwischenformen in die direkte Entwicklung übergehen, und in dem anderen Falle von den Formen mit direkter Entwicklung durch eine Reihe von Zwischenstufen zur Pilidiumentwicklung kommen. In beiden Fällen treten am Anfang und am Ende einer Reihe stark voneinander abweichende Formen auf.

Alle erwähnten Forscher kommen in Verlegenheit, wenn sie gezwungen sind, einen Typus aus einem entgegengesetzten herzuleiten. Dabei vergißt man, daß die Entstehung einer neuen Entwicklungsweise letzten Endes durch die Veränderung des Milieus bedingt ist. Die scharfen Änderungen der Außenwelt führen auch zu scharfen Umwandlungen der morphologischen Strukturen, d. h. zu großen Veränderungen in der Entwicklungsweise dieser oder jener Tiergruppe.

Es ist immer die Außenwelt, die durch Wirkung auf die Anpassungserscheinungen in der Entwicklung neue Richtungen der Evolution schafft. Der Übergang vom Tiefseeleben zum Leben in Süß- und Kleinwasser führt zu Umwandlung der Trochophorenentwicklung in den larvenlosen Typus der *Microdrili* und *Glossosiphonidae*. Hier gibt es keine Möglichkeit, einen Typus aus dem anderen auf dem Wege der allmählichen Veränderungen herzuleiten. In einem Falle sind die Eier klein, im anderen groß, einerseits mächtige Entwicklung der provisorischen Organe und andererseits nur Spuren solcher Bildungen, Nichtvorhandensein der larvalen Nahrung bei einem Typus und Vorhandensein derselben beim anderen. Doch alle Tatsachen, deskriptiver wie vergleichender Art, liefern überzeugende Beweise dafür, daß beide gegensätzlichen Typen der Embryonalanpassungen voneinander abzuleiten sind. Und es sind eben die Wirkungen der Außenwelt auf die Anpassungserscheinungen, die die Entwicklung entgegengesetzte Wege gehen lassen.

Ebenso verhält es sich mit der Beziehung des larvenlosen zum eiweißschluckenden Typus, was am besten bei der *Glossosiphonidae* und *Ichtyobdellidae* zu sehen ist: der Übergang von sich langsam bewegenden Wirten zu schnellen hat zur Entstehung eines Typus geführt,

der dem ursprünglichen entgegengesetzt ist, was aus nachfolgender Tabelle zu ersehen ist:

Glossosiphonidae:

a) Als Regel gleichzeitige Eikokonablage.

b) Die Eier sind dotterreich.

c) Die Eier sind in Kokons abgelegt, deren Hülle sehr zart ist.

d) Jeder Eikokon enthält mehrere Eier (von 7—10 bei *Helobdella stagnalis* bis 200 bei *Protolepsis tessellata*).

e) Im Eikokon befindet sich nur äußerst wenig Eiweiß.

f) Die Eikokons und die später aus schlüpfenden Jungtiere befinden sich bis zum Beginn der selbständigen Nahrungsaufnahme unter dem Schutz des Muttertieres.

g) Die beiden Keimstreifen werden auf der dorsalen Seite des Eies angelegt und gehen auf die ventrale Seite über, indem sie die entodermalen Blastomeren umwachsen. Anfangs sind die Keimstreifen auf der dorsalen Seite des Eies getrennt, d. h. jedes liegt seitlich von der Mikromerenkappe, und sie vereinigen sich erst auf dem vegetativen Eipole, bzw. auf der ventralen Seite des Embryos.

h) Eine kontinuierliche Schicht des Ektoderms entwickelt sich erst spät — zur Zeit der Vereinigung der Keimstreifen an der Ventralseite des Embryos.

i) Das Wachstum des Blastocoels ist sehr gering.

Ichtyobdellidae:

a) Verschiedenzeitige Eikokonablage.

b) Die Eier sind dotterlos.

c) Die Eier sind in sehr feste Kokons mit harten dicken Chitinhüllen abgelegt, welche oft mit langen Auswüchsen versehen sind.

d) Jeder Kokon enthält nur ein Ei.

e) Der Eikokon ist mit Eiweiß gefüllt, und das Ei selbst macht nur einen winzigen Teil des Gesamtinhaltes der Kokonhöhle aus.

f) Die Eikokons sind überall verstreut und die jungen Tiere sind sich selbst überlassen. Die aus den Kokons hervorgekrochenen jungen Tiere sind von Anfang an zum selbständigen Leben fähig.

g) Die beiden Keimstreifen legen sich erst auf der vegetativen Seite des Eies, bzw. auf der künftigen Ventralseite des Embryos an und wachsen in parallelen Reihen in der Längsrichtung des Embryos.

h) Das Larvalektoderm bildet eine kontinuierliche Schicht vor der Anlage der Keimstreifen, selbst vor der Bildung der endgültigen Zahl der ektodermalen Teloblasten.

i) Das Blastocoel wächst sehr stark und der Durchmesser des Embryos wird dadurch von 50 Mikr. auf 180 Mikr. vergrößert.

Ich habe die wichtigsten Momente zur Charakteristik beider Typen angeführt, um den gegensätzlichen Charakter der Merkmale klar zu zeigen. Man sieht hier eine tatsächliche Umwandlung eines Zustandes in einen anderen, welcher ein Gegenstück zum ersten darstellt.

Den Hauptbeweis für die Herkunft des Entwicklungstypus der Ichtyobdelliden aus dem der Glossosiphoniden finden wir in den eigenartigen Prozessen des Wachstums des Embryos und in der Entwicklung der

Keimstreifen und des Entoderms. Die Bildung der Keimstreifen hat bei den Ichtyobdelliden ausgesprochen sekundären Charakter: dies beweist das Fehlen des Übergangs von der Dorsalseite und die Verschiebung des Entoderms in Zusammenhang mit dem Vorderrücken der Keimstreifen (Abb. 2—3). Die Folge dieser beiden Prozesse ist eine Wiederholung der Embryonalformen der Vorfahren. Wir sehen hier eine Äußerung des biogenetischen Grundgesetzes bei den Embryonalanpassungen. Die Wiederherstellung der Embryonalformen der Glossosiphoniden naht in der Entwicklung der *Ichtyobdellidae* hat ungefähr dieselbe Bedeutung wie das Vorhandensein des Dottersackes bei Mammalien, das auf die Herkunft von Formen schließen läßt, die große dotterreiche Eier besaßen.

Ich möchte noch die Frage behandeln: was versteht man unter larvenloser Entwicklung? Augenscheinlich handelt es sich um das Fehlen eines Stadiums mit besonders geformtem Bautypus, welches später einer Metamorphose unterliegt. Wir konnten auch eine physiologische Charakteristik geben. Die larvenlose Entwicklung wird durch das Fehlen eines Stadiums der selbständigen Ernährung charakterisiert, und dieses Stadium hat eine vorübergehende Bedeutung, nämlich das der Anpassung an die vollkommene Entwicklung des fertigen Organismus.

Wir haben auch in der larvenlosen Entwicklung einzelne Überreste der Larvalorgane: VEYDOWSKY (1888—1892) beschreibt Larvalnephridien bei *Rhynchelmis limosella*, und ich habe bei *Protoclepsis* das Vorhandensein des embryonalen Mesenchyms nachgewiesen. Aber einzelne Überreste der provisorischen Organe machen noch keine intermediäre Form aus, welche von dem endgültigen Organismus zu unterscheiden wäre. Wir haben hier einen Zusammenhang zwischen zwei verschiedenen Kategorien der Erscheinungen. Es handelt sich um zwei qualitativ verschiedene Stadien der Evolution der Embryonalanpassungen: mit dem Wegfallen des larvalen Stadiums fällt auch die eingeschaltete Morphogenese weg.

Indem wir die Bedeutung der scharfen Veränderung des Milieus für die Entstehung neuer Formen der Embryonalanpassungen anerkennen, sind wir doch weit vom Joffruismus entfernt. Die scharfen Änderungen der Umwelt führen an und für sich zu keiner Entstehung eines neuen Embryontypus. In dieser Hinsicht ist besonders die Hirudineenart *Hemiclepsis marginata* interessant, welche auf Fischen und Lurchen parasitiert, und trotzdem die ausgesprochene Glossosiphonidenart der Vermehrungsweise beibehält. Die Umwelt erhält nur erbliche Variationen, die in einer bestimmten Gruppe entstanden sind. Aber diese Variationen haben nur da Bedeutung, wo sie für diesen oder jenen Vertreter einen gewissen Vorteil darstellen. Dadurch haben wir die Möglichkeit, die Bedeutung der scharfen Änderungen der Umwelt für die Entstehung der neuen Typen der Embryonalanpassungen festzustellen: Von mehreren *Lineus*-Arten ist nur eine Art an die Flut-Ebbezone angepaßt, was zur Veränderung des ganzen Typus der Entwicklung in den Gegensatz zur

früheren führte. Für Landbewohner hat die Entstehung der neuen Entwicklungsweise in erster Linie die Bedeutung, dem Organismus mehr Unabhängigkeit von der Außenwelt zu verleihen und die Möglichkeit der Anpassung an das neue Milieu. Dadurch bekommen nicht nur die Embryonalstadien, sondern auch die erwachsenen Formen unter dem Einfluß der gleichen Lebensbedingungen große Ähnlichkeit untereinander. Die kaukasische *Trochaeta* entwickelte eine Reihe von Merkmalen, die denen der Regenwürmer ähnlich sind. Dieser Egel hat mit den Regenwürmern den gleichen Wohnsitz — die feuchte Erde.

Der Fall des embryonalen Dimorphismus bei *Lineus gesserensis-ruber* gibt uns weitere Möglichkeiten in der Erforschung der Frage des Wechsels der Entwicklungsarten. Wir haben es hier mit einer Tiergruppe zu tun, die nicht zu einer gänzlich anderen Umwelt übergeht, da sie immer Seewassertiere bleiben, und nur *Lineus ruber* kommt vom Tiefseewasser in die Flut-Ebbezone. Im Grunde genommen stellt der DESOR-Typus die Metamorphose des Pilidiumtypus unter dem Schutz einer Cyste dar, welche durch äußerst dickes Larvalektoderm gebildet wird. Dazu kommen noch die tertiären Eihüllen des Geleges. Der DESOR-Typus der Entwicklung stellt eine Anpassung an die Lebensverhältnisse der Ebbezone dar, in welcher die Nemertinen stundenlang im Trocknen bleiben (Tottwasser), wie ich es im Kola-Golf beobachten konnte. JOUBIN beschreibt dasselbe am La-Manche (1894, S. 91). Als Folge des Verlustes der larvalen Nahrung sind die Eier vergrößert, haben große Mengen von Eidotter, auf dessen Kosten die Nemertine ihre Entwicklung vollendet.

Als dritte Stufe kommt hier der zweite Entwicklungstypus von *Lineus gesserensis-ruber* (in der Literatur SCHMIDT-Typus) in Frage. Hier ist unter Beibehaltung aller Eihüllen des DESOR-Typus ein unfreier Larvaltypus mit einer besonderen Art der larvalen Nahrung entstanden. Die Larve verschluckt die absterbenden und sich schlecht entwickelnden Eier. Im Vergleich mit dem DESOR-Typus entsteht eine Reihe von Veränderungen: das larvale Ektoderm wird dünn, Mesenchym und Larvalschlund entwickeln sich stärker. Hier haben wir eine weitere Entwicklung jener Embryonalanpassungen, die einen besseren Schutz für das Tier gegen Trocknen und Verletzung bei dem Aufenthalt in der Flut-Ebbezone gewähren. Daß es tatsächlich eine vollkommenere Anpassung ist, das beweisen die Zahlenverhältnisse der zwei Formen: die grüne Nemertine, die die Gelege der ersten Sorte ablegen, machen nur 10—15% der roten Tiere, die die Gelege der zweiten Sorte ablegen, aus.

Wir kommen also zu dem allgemeinen Schluß, daß das Wechseln der Entwicklungsweise der Embryonalanpassungen seinen entscheidenden Ausgangspunkt im Wechseln der Außenwelt und in der Auswirkung des neuen Milieus auf das Überleben der Formen, die diesen neuen Lebensbedingungen besser angepaßt sind, hat. Die enormen Unterschiede der Umwelt (Tiefsee und Flut-Ebbezonen oder Hochsee und Süßwasser,

langsame und rasche, glitschige Wirte) erklären die Entstehung neuer Embryonalanpassungen, die in ihren Grundzügen oft einen Gegensatz zu den alten bilden.

8. Die phylogenetische Degeneration der Embryonalanlagen.

Die Erklärung und Bewertung dieses Prinzips, welches man wohl in eine physiologische Degeneration der Anlagen umbenennen möchte, soll eingehender präzisiert werden.

Wir hatten schon Gelegenheit, von der Entwicklung eines Organs aus zwei verschiedenen Anlagen zu sprechen. Ich führe noch ein paar Beispiele an: bei *Protoclepsis tessellata*, einem der primitivsten Vertreter der Glossosiphoniden, gibt es direkte Beweise für zwei verschiedene Entwicklungsstadien des Entoderms. In den frühen Stadien entsteht ein provisorischer, larvaler, intralecitaler Darm. Nach einigen Tagen beginnt diese provisorische Anlage zu degenerieren und dann, unabhängig von ihm, das endgültige Darmepithel sich zu entwickeln (G. A. SCHMIDT, 1917).

Besonders verbreitet ist dieser Vorgang bei der Entwicklung des Ektoderms. Bei einer ganzen Reihe von Anneliden degeneriert das larvale Ektoderm und es entwickelt sich das neue Ektoderm, aus welchem sich dann das Hautepithel und andere ektodermale Organe bilden. Bei den uns speziell interessierenden Gruppen gibt es eine solche Erscheinung bei *Ichtyobdellidae*, bei *Arhynchobdellae* und zum Teil bei *Megadrili-Oligochaeta*. Wäre dies die Folge einer starken Abnutzung, so könnte man von einer physiologischen Degeneration sprechen. Aber die Sache läßt sich auf nicht so einfache Weise erklären. Z. B. sind bei *Megadrili* die Entwicklungsbedingungen im Grunde genommen dieselben wie bei *Hirudo* oder *Piscicola*, aber nicht das ganze Larvalektoderm verliert seine Bedeutung beim Bau des endgültigen Hautepithels.

Ich möchte diesen Vorgang, bei dem die Anlagen ihre Bedeutung verlieren, damit erklären, daß die Veränderung der Entwicklungsweise neue Prozesse der Embryogenese hervorruft. Die Rolle geht auf eine neue Anlage über, und der alte Entwicklungsmodus verliert seine Bedeutung.

Beispiele. In der *Trochophora*-Entwicklung der Polychäten spielen die drei Quartette der Mikromeren eine wichtige Rolle bei der Bildung des Hautepithels der Larve und später des erwachsenen Wurmes. Besonders sei die Rolle des ersten Quartetts hervorgehoben, welches die obere Hemisphäre der *Trochophora* bildet.

Beim Übergang zum larvenlosen Entwicklungstypus verlieren alle Strukturen, die mit der obengenannten Hemisphäre verbunden waren, ihre Bedeutung, und gleichzeitig entsteht eine neue ektodermale Anlage, die somatische Platte der Polychäten, die sich bei den Oligochäten und Hirudineen in sog. Keimstreifen verwandelt. Diese Anlage bildet sich nicht aus dem ersten Mikromerenquartett, sondern aus Derivaten der

Mikromere 2d. Im larvenlosen Entwicklungstypus der Glossosiphoniden und *Microdrili* bewahrt das erste Mikromerenquartett noch seine Bedeutung bei der Bildung der endgültigen Ektodermalorgane, wenn auch schon in viel bescheidenerem Maße. Bei *Megadrili* wird diese Bedeutung der epibolischen Ektodermalanlage, wie ich sie nennen möchte, noch weiter vermindert. Bei *Arhynchobdellea* und *Ichtyobdellidae* verlieren alle Mikromeren ihre Bedeutung beim Bau der endgültigen Ektodermalorgane, außer 2d, welche die Anlage aller Ektodermalbildungen darstellt.

Im Grunde genommen haben wir es hier mit dem Ersatz einer Entwicklungsart durch eine andere zu tun. Im *Trochophora*-Typus spielte die epibolische Entwicklungsart die größte Rolle. Dann kommt eine neue Entwicklungsart: die polare oder teloblastische, welche wir in unvollkommener Form in der sog. somatischen Platte der Polychäten antreffen, und welche ihre vollkommene Ausbildung in den sog. Keimstreifen findet.

Die teloblastische Entwicklungsweise tritt in erster Linie als eine Anpassung zur Konzentration und schnellen Entwicklung der meso- und ektodermalen Bildungen auf. Im epibolischen Typus haben wir es mehr mit einer extensiven Art der Anlage zu tun. Deshalb können wir, wenn wir von unseren Objekten sprechen, sagen, daß das larvale Ektoderm der Ichtyobdelliden im Grunde genommen deshalb provisorisch wird, weil der alte Entwicklungsmodus der epibolischen Anlage des Ektoderms aus verschiedenen Mikromerenquartetten eine Rolle nur bei der Bildung der larvalen, provisorischen Organe spielt und eine endgültige Ektodermalanlage als teloblastische Anlage der Derivate von 2d entsteht.

Wir können also im Gegensatz zu den Anschauungen, die den Embryonalanpassungen keinen Einfluß auf die Bildung der endgültigen Organe zuschreiben, sagen, daß die Veränderung der Typen der Embryonalanpassungen zum Wechseln der Entwicklungsmoden der endgültigen Organe führt. Der Ausfall der eingeschalteten Morphogenese führt zur Verlangsamung oder, in anderen Fällen, zur Beschleunigung der endgültigen Organe, was wiederum zum Wechseln einer Bildungsart zu einer anderen führt. Bei der Bildung der entodermalen Organe hatten wir die Möglichkeit, Ablösung der embolischen Bildung des Darmes durch die multipolare Emigration festzustellen. Bei der Entwicklung der endgültigen ektodermalen Organe wird die epiblastische Entwicklungsweise durch die teloblastische abgelöst.

Zusammenfassung.

1. Der Begriff des Typus der Embryonalanpassungen bezieht sich auf die Gesamtheit der Merkmale, die auf Grund des Fehlens oder Vorhandenseins der larvalen Nahrung und der damit in Zusammenhang stehenden, eingeschalteten Morphogenese zusammengefaßt werden können.

2. Den Begriff der eingeschalteten Morphogenese wende ich auf die provisorischen Organe an, z. B. auf die larvale Muskulatur, den larvalen Darm, die besonderen Organe zur Nahrungsaufnahme, die besonderen Schwimmvorrichtungen der Larve und auf die larvalen Ausscheidungsorgane.

3. Die eingeschaltete Morphogenese übt ihren Einfluß auf die endgültige Morphogenese aus. Das Wechseln der Typen der Embryonalanpassungen bewirkt die Änderung der Bildungsart der endgültigen Organe.

4. Dieselben Typen der Embryonalanpassungen können parallel im Rahmen ganz verschiedener Systemgruppen entstehen, wobei die Ähnlichkeit zwischen den parallel entstandenen Typen um so größer ist, je näher sich die entsprechenden Vertreter sind.

5. Die Quelle für die Veränderungen der Typen der Embryonalanpassungen ist die Anpassung des Tieres an neue Lebensbedingungen. Da die früheren Lebensbedingungen oft in gewisser Hinsicht den neuen entgegengesetzt sind (Tiefsee und Flut-Ebbezone, Hochsee und Süßwassergewässer, der Parasitismus auf langsam beweglichen Wirten und auf schnellen), so zeichnen sich die neu entstandenen Embryonalanpassungen manchmal durch frappierende Gegensätze ihrer charakteristischen Züge aus (z. B. der larvenlose Typus der *Glossosiphonidae* und der unfreie larvale Typus der *Ichtyobdellidae*).

6. Der Parallelismus in den Erscheinungen der Embryonalanpassungen ist nichts anderes als die Äußerung der Anpassung an gleich wirkende Bedingungen der Umwelt. Entscheidend sind nicht die Umweltbedingungen selbst, sondern das Zusammenwirken dieser mit dem Organismus.

7. Mit dem Wechseln der Typen der Embryonalanpassungen steht die Änderung der Bildungsarten endgültiger Organe in Zusammenhang. Das Wegfallen der eingeschalteten Morphogenese, als welche die Bildung aller provisorischen Organe zu betrachten ist, führt zur Verlangsamung oder Beschleunigung der Bildung der endgültigen Organe, und dieses führt wiederum zur Veränderung der Bildungsart. In der Entwicklung der entodermalen Organe konnten wir ein solches Wechseln der embolischen Entwicklungsweise zu einer anderen, der der multipolaren Emigration, feststellen. Die Entwicklung der endgültigen ektodermalen Organe zeigt, daß die epibolische Entwicklungsart durch die teloblastische abgelöst wird.

8. Die Veränderung der Entwicklungsart der Organe führt zu gleichzeitigem Vorhandensein von zwei oder mehr Anlagen. Dabei kann eine Anlage ihre frühere Bedeutung für die Entwicklung des Organs verlieren. Der Verlust der früheren Bedeutung ist die Folge der Veränderung des ganzen Typus der Entwicklung, was zu neuen Prozessen der Embryo-

genese führt. Diese Erscheinung möchte ich als phylogenetische Degeneration der Embryonalanlagen bezeichnen.

Literaturverzeichnis.

- Apathy, St.:** Analyse der äußeren Körperform der Hirudineen. Mitt. Zool. Stat. Neapel 8 (1888). — Keimstreifen und Mesoblaststreifen bei Hirudineen. Zool. Anz. 14 (1891). — **Arnold, G. F.:** Zur Entwicklung des *Lineus gesserensis* O. F. Müller. Travaux de la Société Impériale des Naturalistes de St. Petersburg, Sec. Zool. et Physiol. Vol. 28, Fasc. 4. 1898. — **Berg, R.:** Die Metamorphose von *Aulostoma gulo*. Arb. Zool. Inst. Würzburg 7 (1895). — **Bürger, O.:** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Zur Embryologie von *Nepheleis*. Zool. Jb. Anat. 4 (1891). — Zur Embryologie von *Hirudo medicinalis* und *Aulostomum gulo*. Z. Zool. 58 (1894). — **Nemertini.** Bronns Klassen 4 (1897—1907). — **Desor:** On the embryology of *Nemertes*. Boston J., N. H. 4 (1850). — **Dieck, G.:** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Nemertinen. Jena. Z. Naturwiss. 8, 500—520 (1874). — **Eisig, H.:** Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. Mitt. Zool. Stat. Neapel 13 (1899). — **Joubin, L.:** Les Némertiens. Faune française. p. 1—235. Pl. I—IV (1894). — **Livanov, N.:** Die Hirudineen-Gattung *Hemiclepsis* Vojd. Zool. Jb., Syst. 17 (1903). — *Acanthobdella peledina*. 1905. — **Müller, F.:** Für Darwin. Leipzig 1864. — **Oka Asajiro:** Über das Blutgefäßsystem der Hirudineen. Annot. Zool. Japon. (Tokyo) 4 (1902). — **Selensky, W.:** Studien über die Anatomie der *Piscicola*. Travaux de la Société Impériale des Naturalistes de St. Petersburg Tome 36, Fasc. 4. 1907. — Untersuchungen über die Morphologie und Systematik der Hirudineen. I. Die Organisation der Ichtyobdelliden Petrograd. 1915. — *Crangonobdella murmanica*. Zool. Jb. 45 (1923). — **Sawarzin, A. A.:** On the evolutionary dynamics of tissues. Arch. des sci. Biol. 36, Fasc. 1, Sér. A. (1934). — **Sukatschoff, B.:** Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen. Über die Furchung und Bildung der embryonalen Anlagen bei *Nepheleis vulgaris* Moqu. Tand. (*Herpobdella atomaria*). Z. Zool. 73 (1903). — **Swetlow, P. G.:** Frühe Entwicklungsstadien von *Bimastus constrictus* R. (Fam. Lumbricidae). Mitt. biol. Inst. Univ. Perm. 1, Lief. 7—8 (1923). — **Schmidt, G. A.:** Notes sur le développement de l'entoderme chez *Protoclepsis tessellata*. O. F. Müller. J. Sect. Zool. Soc. Imp. Amis Sci. Natur. Antop. et Etnogr., N. s. 4, No 1 (1917). — Die Besonderheiten der Embryonalentwicklung der Ichtyobdellidae und ihre Entstehung. Zool. Jb. 46 (1924). — Die Embryonalentwicklung von *Piscicola geometra*. Zool. Jb. 47 (1925). — Über einen eigentümlichen zweiten Entwicklungstypus bei *Lineus ruber* (*gesserensis*) von der Murmanküste. Zool. Anz. 86, H. 5/6 (1929). — Zur Embryonalentwicklung von *Crangonobdella murmanica*. Rev. zool. Russe, 10, Fasc. 4 (1930). — Dimorphisme embryonnaire de *Lineus gesserensis-ruber* de la cote Mourmane et de Roscoff et ses relations avec les formes adultes. Ann. de l'Inst. Ocean 12 (1932). — Ein zweiter Entwicklungstypus von *Lineus gesserensis-ruber*. Zool. Jb. 58, H. 4 (1934). — **Vejdowsky, F.:** Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen. 1888—1892. — **Wawilow, N. I.:** Das Gesetz der Homologen-Reihen usw. Arbeiten des III. Kongr. f. Select., S. 41—56. Saratow 1920.

(Aus dem Zoologischen und dem Organisch-chemischen Institut
der Technischen Hochschule Darmstadt.)

ÜBER DAS PTERINPIGMENT BEI INSEKTEN UND DIE FÄRBUNG UND ZEICHNUNG VON VESPA IM BESONDEREN¹.

Von

ERICH BECKER.

Mit 14 Textabbildungen (30 Einzelbildern).

(Eingegangen am 18. Dezember 1936.)

Inhaltsübersicht.

	Seite
A. Einleitung	672
1. Die chemische Pterinforschung	672
2. Ziel der vorliegenden Arbeit	674
B. Die Zeichnung der Wespen	674
1. Die Zeichnung und ihre Beziehungen zur Morphologie des Wespenkörpers	674
2. Die ontogenetische Entwicklung des Zeichnungsmusters	687
a) Die Entwicklung des Zeichnungsmusters S. 687. — b) Der makro- skopisch sichtbare Verlauf der Pterineinlagerung S. 689.	
C. Die Histologie des Pterinpigments bei <i>Vespa</i>	690
1. Material und Methoden	691
2. Die Entwicklung des Pterinpigments	691
3. Die Lagerung des Pterins beim ausgefärbten Tier	698
4. Die optischen Merkmale des Pterinpigments	700
D. Verbreitung und Topographie des Pterinpigments bei den einzelnen In- sektenordnungen	701
1. Methodik der Untersuchung	701
2. Das Vorkommen bei den einzelnen Ordnungen	703
3. Rückblick über die Verbreitung des Pterinpigments	718
E. Physiologie der Wespenzeichnung und des Zeichnungsmelanins	719
1. Die Bedeutung der einzelnen Pigmente für die Wespenzeichnung	719
2. Beiträge zur Physiologie des Zeichnungsmelanins. a) Die chemische Natur des Wespenmelanins S. 721. — b) Die Be- ziehungen der Melaninlokalisation zu Strukturen des Wespenkörpers S. 722. — c) Die Abhängigkeit der Melaninbildung von physiologischen Faktoren S. 723.	
F. Beiträge zur Physiologie der Pterine	732
1. Die Lokalisation des Pterinpigments	732
2. Die Ablagerung des Pterins als Pigment	732
3. Herkunft und Vorstufen des Pterinpigments; Bedeutung der Pterine im allgemeinen Stoffwechsel	741
G. Zusammenfassung der Hauptergebnisse	747
H. Literaturverzeichnis	749

A. Einleitung.

1. Die chemische Pterinforschung.

Seit den Untersuchungen von F. G. HOPKINS (1889—95) über die *Pieriden-
farbstoffe* ist die nahe Beziehung dieser Pigmente zu den Körpern der *Puringruppe*

¹ Von der T. H. Darmstadt als Dissertation angenommen.

bekannt. HOPKINS hielt das weiße Pigment, z. B. von *Pieris brassicae*, für Harnsäure selbst, das gelbe des Zitronenfalters für einen nahe verwandten Abkömmling derselben. In orangefarbenen und roten Pieriden vermutete er einen besonderen roten Farbstoff, konnte diesen aber nicht isolieren und erklärte die tiefere Färbung zum Teil durch Einlagerung größerer Teilchen des gelben Farbstoffs (vgl. GEEST 1908). Da HOPKINS und auch URECH (1892—94) bei anderen Lepidopterenfamilien keine derartigen Pigmente fanden, hielt man die Ablagerung von „Pigmenten der Harnsäuregruppe“ für eine Eigenart der Pieriden.

Da die Pieridenpigmente nach dem Ergebnis dieser Untersuchungen Harnsäure und sehr nahe Verwandte der Harnsäure zu sein schienen, andererseits Harnsäure das normale End- und Exkretionsprodukt des Stickstoffwechsels der Insekten ist, hielt HOPKINS die Pigmente der Pieriden für normale *Exkretionsprodukte*, durch deren Speicherung die MALPIGHISCHEN Gefäße entlastet würden. Auf Grund dieser von HOPKINS entwickelten Anschauungen wurden die Pieridenpigmente bisher als das beste Beispiel einer biologischen Verwertung echter Exkrete angesehen. Diese Theorie schien durch eine Arbeit von WIGGLESWORTH (1925) bestätigt zu werden, der glaubte, die Einwanderung der „Harnsäure“ in den Puppenflügel von *P. brassicae* während der Ausfärbung quantitativ verfolgt zu haben.

Doch in den Jahren 1925—26 zeigten WIELAND und SCHÖPF, daß die Pieridenpigmente keine einfachen Purinkörper sind, sondern einer neuen Klasse von Naturkörpern angehören, die sie nach ihrem Vorkommen auf Schmetterlingsflügeln *Pterine* nannten, und beschrieben als erste Vertreter dieser Farbstoffgruppe das weiße *Leukopterin* und das gelbe *Xanthopterin*. In der Folgezeit wurden noch weitere *Pterine* isoliert und beschrieben: Die farblosen *Pterine* *Anhydroleukopterin* (WIELAND und Mitarbeiter 1933), *Mesopterin*, *Guanopterin* (SCHÖPF und BECKER 1936), *Allopterin* (noch nicht veröffentlicht), die gelben *Pterine* *Chrysopterin* und *saures Xanthopterin*, das rote *Erythropterin* (SCHÖPF und BECKER 1936). Außerdem zeigten SCHÖPF und BECKER (1933), daß auch das gelbe Pigment von *Vespa* *Pterin*-pigment ist.

Die fortschreitende Verbesserung in der Aufarbeitung und Trennung von *Pterin*-gemischen hat gezeigt, daß wohl *alle natürlichen Pterinpigmente aus Gemengen zweier oder mehrerer Pterine* bestehen, also keine einheitlichen chemischen Individuen darstellen. Der Begriff *Farbstoff* wird im folgenden daher nur da angewandt, wo ein rein dargestelltes und definiertes chemisches Individuum bezeichnet werden soll. Für alle natürlichen Farbstoffgemische, so wie sie im Insekt abgelagert sind, wird die Bezeichnung *Pigment* angewandt. Die einzelnen Pigmente werden durch Farbe und Tierart charakterisiert, z. B. gelbes Pigment von *Gonepteryx rhamni* ♂.

Die Farbe eines *Pterin*pigments läßt nur mit einiger Annäherung unmittelbare Schlüsse auf seine Zusammensetzung zu. Im gelben Pigment von *Gonepteryx rhamni* ♂ wurden z. B. 5 verschiedene Bestandteile aufgefunden: Das farblose *Leukopterin*, das farblose *Guanopterin*, 2 gelbe *Pterine*, *Xanthopterin* und *Chrysopterin*, und das rote *Erythropterin*.

Wesentliche Aufschlüsse über die Verbreitung und Bedeutung der *Pterine* haben zwei Arbeiten über das Vorkommen und die Wirksamkeit von *Pterinen* bei Säugetieren gebracht. KOSCHARA (1936b) hat aus Menschen-, Kaninchen- und Pferdohr und aus Rinderleber ein gelbes *Uropterin* isoliert, das in allen wesentlichen Eigenschaften mit *Xanthopterin* übereinstimmt, und vermutet, daß dieser Farbstoff auch in Luzerneheumehl vorkommt. TSCHESCHE und WOLF haben gezeigt, daß die Ziegenmilchanämie junger Ratten durch Spuren *Uropterin* behoben wird, so daß diesem Farbstoff vielleicht *Vitamincharakter* zukommen könnte. Demnach könnte zumindest dieses *Pterin* bei Wirbeltieren als ein Wirkstoff aus der Gruppe der B-Vitamine betrachtet werden.

Zur Chemie der *Pterine* muß auf die Arbeiten von WIELAND und Mitarbeitern und von SCHÖPF und BECKER (1933, 1936) verwiesen werden.

2. Ziel der vorliegenden Arbeit.

Das Ziel der vorliegenden Untersuchung war es, im Zusammenhang mit der unter Leitung von Herrn Professor SCHÖPF durchgeführten chemischen Bearbeitung der Pterine, und auf den Erfahrungen der chemischen Arbeit aufbauend, die zoologische und physiologische Seite des Pterinproblems in ihren Grundzügen zu behandeln. Denn abgesehen von dürftigen Angaben über die Lagerung des Pterins in den Pieridenschuppen und seine Verbreitung bei den Lepidopteren fehlt jegliche Bearbeitung dieser eigenartigen Pigmentgruppe von zoologischer und physiologischer Seite. Alle Angaben über die Pieridenpigmente und ihre physiologische Bedeutung, die sich in der allgemeinen und spezielleren zoologischen Literatur finden, fußen auf der alten Arbeit von HOPKINS und auf den darin entwickelten Anschauungen; sogar noch nach Erscheinen der Arbeiten von WIELAND und SCHÖPF, in denen nachgewiesen wurde, daß die Pieridinpigmente eine Klasse neuartiger Naturstoffe vorstellen, wurden die alten Ansichten in zusammenfassende Darstellungen der Exkretionsphysiologie übernommen (vgl. BUDDENBROCK 1928, DELAUNAY 1931, WIGGLESWORTH 1934).

Als erste Frage war zu untersuchen, ob das Pterinpigment in seiner Lokalisation sowie in der Art seiner Bildung und Ablagerung Gesetzmäßigkeiten zeigt, die es von anderen Pigmenten, insbesondere auch von echten Purinen, trennen, und aus denen Rückschlüsse auf physiologische Besonderheiten des Pterinpigments gezogen werden können. Als Hauptobjekt für diese Untersuchung wurde die Gattung *Vespa* gewählt, deren einfaches schwarz-gelbes Zeichnungsmuster eine vergleichende morphologische Analyse besonders aussichtsreich erscheinen ließ. Es war zu hoffen, daß durch Erfassung der topographischen Beziehungen der Pterinlokalisation zu Strukturen des Integuments und zu Organen des Körperinnern Rückschlüsse auf die physiologischen Bedingungen der Ablagerung gezogen werden könnten. Der scharf ausgeprägte Gegensatz Schwarz-Gelb ließ vermuten, daß eine vergleichende Gegenüberstellung dieser beiden gegensätzlichen Elemente der Wespenzeichnung zugleich einige Beiträge zur Frage der Melaninzeichnungen und zur Analyse der Insektenrumpfzeichnungen überhaupt liefern könne. Die Befunde der in dieser Richtung durchgeführten Untersuchungen ließen sich durch histologische und cytologische Beobachtungen ergänzen und erweitern. Um Hinweise auf die Bedeutung der Pterine im Allgemeinstoffwechsel der Insekten zu bekommen, war weiterhin die Feststellung ihrer Verbreitung bei den Insekten notwendig. Zum Schluß sollte versucht werden, die Ergebnisse der morphologischen und morphologisch-physiologischen Analyse durch einige Versuche zu ergänzen und zu erweitern.

B. Die Zeichnung der Wespen.

1. Die Zeichnung und ihre Beziehungen zur Morphologie des Wespenkörpers.

a) Allgemeines.

Die einzelnen deutschen Arten der Gattung *Vespa* sind in der Anlage und Ausgestaltung ihrer Zeichnungen einander sehr ähnlich. Das ist darin begründet, daß die Zeichnung, wie im folgenden gezeigt wird, vor allem durch den Gesamtbau des Wespenkörpers bedingt ist. Dieser

liefert die morphologischen Grundlagen der Pigmentlokalisierung und zeigt beim Vergleich der verschiedenen Arten nur geringe Unterschiede, die in ihren Feinheiten schwer zu analysieren sind. Daher nähern sich die Zeichnungen aller Arten mehr oder weniger einem *Grundtyp* der Wespenzeichnung. Dieser Grundtyp wird zwar bei den einzelnen Arten in verschiedener Weise und verschieden stark abgewandelt, eine *prinzipielle* Abweichung von den Grundgesetzen der Zeichnungsanlage und Pterinlokalisierung ist aber *nirgends* zu beobachten.

Denn einzelne Arten neigen mehr zur Entwicklung heller, andere mehr zur Entwicklung dunkler Rassen, ohne dabei den Zeichnungsgrundtyp zu ändern. Auch kommen hier und da, z. B. bei *V. media*, helle und extrem dunkle Tiere im selben Nest, also als Nachkommen einer Mutter, vor. Bei solchen Tieren sind aber die wesentlichen Artmerkmale im Zeichnungsmuster noch immer deutlich ausgebildet. Das zeigt, daß für die Ausbildung der Zeichnung der einzelnen Arten vor allem Unterschiede in solchen Faktoren verantwortlich sind, die auf lokale Verschiedenheiten morphologischer Natur zurückgeführt werden müssen, und daß Faktoren des Gesamtstoffwechsels erst sekundäre Bedeutung haben.

Da der Grundtyp der Wespenzeichnung überall gewahrt bleibt, kann sich die folgende Darstellung im wesentlichen auf die Beschreibung dieses Grundtyps beschränken; arteigene Besonderheiten werden nur da besprochen, wo sich ihre Erklärung aus den Zusammenhängen zwanglos ergibt, oder wo sie für das Pterinproblem oder das Gesamtproblem der Wespenzeichnung von Bedeutung scheinen¹.

Als Grundlage der Beschreibung der Zeichnung von *Kopf* und *Thorax* dient dabei *V. germanica* F., bei der die Pterinzeichnung auf diesen Körperabschnitten dem idealen Grundtyp am nächsten kommen dürfte. Für die Beschreibung der Zeichnungsgesetze des *Abdomens* wurde *V. crabro* L. gewählt, da die Abdominalzeichnung bei dieser Art den Grundtyp am klarsten zeigt.

Die *Melaninlokalisierung* bei *Vespa* folgt den im großen und ganzen bereits bekannten Gesetzen der Lokalisierung von Melanin auf dem Insektenrumpf (vgl. Abschnitt E). Wie unten im einzelnen gezeigt wird, wird auch die *Lokalisation des Pterinpigments* bei *Vespa* von einfachen Gesetzmäßigkeiten beherrscht. Es findet sich nämlich immer da, wo keinerlei arbeitendes Gewebe an die Hypodermis herantritt, über großen Tracheenblasen oder in Duplikaturen des Integuments, die als platte Anhänge des Wespenkörpers mit engem Lumen nur geringe Beziehungen zum Körperinnern haben. Diese Gesetzmäßigkeiten sind bei allen gelben Elementen der normalen Wespenzeichnung klar zu erkennen.

Die Untersuchung der topographischen Beziehungen der Zeichnung zu Organsystemen des Körperinnern, vor allem zum Tracheensystem, erfolgte so, daß die Tiere möglichst kurz nach dem Abtöten in eine Mischung gleicher Teile Glycerin

¹ Die vergleichende Analyse der Zeichnungen der einzelnen Arten an Hand der im folgenden beschriebenen Zeichnungsgesetze wäre eine eigene, mehr variationsstatistische Arbeit. Deshalb wird auch hier keine Stellung zu dem Vorschlag von BISCHOFF (1930) genommen, die Gattung *Vespa* in 3 Untergattungen zu zerlegen.

und Wasser gebracht und darin präpariert wurden. Muskelansätze ließen sich gut an Alkoholmaterial untersuchen. Zur Kontrolle dienten an einigen Stellen Schnitte von 15μ Dicke entweder ungefärbt nach Fixierung in 96%igem Alkohol; oder die Tiere wurden im Carnoygemisch fixiert, mit Diaphanol aufgeweicht und die Schnitte mit Hämatein(Apathy)-Eosin gefärbt.

b) Die Zeichnung der einzelnen Körperabschnitte.

α) Der Kopf.

Am Kopf von *V. germanica* F. wird Pterin in sechs Zeichnungselementen eingelagert (Abb. 1 a). Zwei dieser Elemente, Frons und Clypeus,



Abb. 1. a Kopf einer *V. germanica* F. von vorne. b Unterer Abschnitt der Kopfvorderseite einer *V. crabro* L. ♀ nach Entfernung des Clypeus; c nach Entfernung der Tracheenblase. d Ausbildung der Mm. dilatatores pharyngis bei *V. media* Deg. ♀. a Antennenbasis, al Anheftungslinie der Tracheenblase am Clypeus, aub Augenbucht, cl Clypeus, dph Mm. dilatatores Pharyngis, fr Frons, md Mandibeln, mud Durchtrittsstellen der Mm. dilatatores pharyngis, s Schläfen, trbl Tracheenblase unter dem Clypeus. Gelbe Zeichnung weiß, schwarze Zeichnung punktiert.

sind unpaarig und liegen median, die übrigen sind paarig. Es sind dies die Augenbuchten, die gelben Streifen hinter den Augen (= Schläfen), die Vorderseite des ersten Antennengliedes und die Mandibeln.

Unter der *Frons* und den Augenbuchten trifft man bei der Präparation des frischen Tieres unmittelbar unter der pterinführenden Hypodermis auf den oberen der beiden großen, an der Vorderseite des Kopfes gelegenen *Luftsäcke*. Er ist der Hypodermis nur mit wenigen dünnen Fasern angeheftet und läßt nirgends Ausläufer sonstiger Gewebe an die gelbe Fläche herankommen.

Die *Schläfen* werden unterlagert von einer langgestreckten schmalen Tracheenblase, während an ihren Längsseiten die Mandibelmuskulatur ansetzt.

Bei *V. crabro* L. ist der pterinführende Streifen nur sehr schmal, und am Hinterrand, wo breitere Muskelansätze liegen, ist braunes Chitin entwickelt. Bei *V. vulgaris* L. setzen an einer Stelle im unteren Drittel des Streifens gröbere Fasern in größerer Zahl an und verdrängen die Blase; diesem Ansatz entspricht in dem darüber befindlichen Chitin die als Artmerkmal wichtige schwarze Unterbrechung des Streifens.

Die gelbe *Vorderseite* der *Antennenbasis* zeigt ebenfalls Beziehungen zum Verlauf von Tracheen: Die im ersten Glied doppelte Antennen-trachee ist in ihren beiden Stämmen *erweitert* und liegt der gelben Vorderseite *direkt* an, während auf der pterinfreien Rückseite Muskeln und sonstige Gewebe am Chitin ansetzen. Auch das Innere der *Mandibeln* ist völlig erfüllt von einer Tracheenblase, die fast nur an den vorderen Rand und hier insbesondere ins Innere der Zähne Tracheen entsendet. Angeheftet ist sie vor allem an der inneren Fläche, die kein Pterin führt, sondern bei *V. crabro* L. bräunlich ist, bei den anderen hell durchsichtiges Chitin zeigt.

Der *Clypeus* trägt eine zur Artbestimmung wichtige, aber doch oft variierende schwarze Zeichnung (vgl. HELDMANN 1934). Sie hat bei *V. saxonica* F. etwa die Form einer Wappenlinie, bei *V. vulgaris* L. und *V. rufa* L. die Form eines Ankers; bei *V. germanica* F. ist sie zu einem senkrechten Strich mit zwei Punkten oder zu drei Punkten, bei *V. silvestris* SCOP. zu einem Punkt zusammengeschmolzen. Bei *V. crabro* L. ist sie nicht mehr als schwarze Zeichnung zu erkennen und wird nur noch durch drei pterinfreie Flecken vertreten. Präpariert man den Clypeus beim lebensfrischen Tier von *crabro* unter Glycerin-Wasser sorgfältig ab, so sieht man die darunter liegende untere der beiden großen Tracheenblasen des Vorderkopfes (Abb. 1b). Diese hängt mit dem Clypeus fast nicht zusammen und ist ihm nur da angewachsen, wo der senkrechte Strich der Clypeus-Zeichnung auftreten kann. An drei Stellen ist die sonst einheitlich geschlossene Blase von kleinen Muskeln durchbrochen, an die sie kleine Tracheen abgibt. Sehr plastisch treten diese Muskelbündel bei trockenem Alkoholmaterial hervor, wenn man den Clypeus vorsichtig abpräpariert. Es sind dies die vorderen Dilatoren des Pharynx (WEBER 1933, S. 42), die in zwei Paaren von Muskelbündeln am Clypeus ansetzen. Diese Ansätze befinden sich gerade an den Stellen, wo die unteren Teile der schwarzen Zeichnung auftreten können.

Das mittlere Bündelpaar ist fast immer weitgehend verwachsen und inseriert stets direkt am Chitin des Clypeus. Die seitlichen Muskeln treten in zwei verschiedenen Ausbildungen auf: Bei *V. crabro* L., *V. germanica* F., *V. vulgaris* L. und *V. rufa* L. ist jederseits ein einheitliches Bündel entwickelt (vgl. Abb. 1c), bei *V. media* DEG., *V. saxonica* F. und *V. silvestris* SCOP. ist dieses Bündel aufgelöst in zwei bis drei schwache kleinere Bündel (Abb. 1d). Bei *V. vulgaris* L. und *V. rufa* L. ist die Clypeuszeichnung sehr beständig, da sowohl das mittlere als auch die

beiden seitlichen Muskelbündel immer direkt am Chitin inserieren. Bei den übrigen Arten jedoch hängen diese Bündel oft einfach an der pterinerfüllten Hypodermis; bei diesen Arten ist die Clypeuszeichnung sehr unbeständig und wechselnd.

β) Der Thorax.

Auch der Thorax von *Vespa* trägt normalerweise gelbe Pterinzeichnungen, die bei den kleineren Arten immer mehr oder weniger vollzählig entwickelt sind; bei *V. crabro* L. und oft auch bei den Weibchen von *V. media* DEG. sind sie nur durch heller braunes Chitin angedeutet.

Die gelbe Thoraxzeichnung kann bei *V. germanica* F. aus 6 paarigen Elementen bestehen (Abb. 2). Das erste Element besteht aus einem Paar gelber Streifen, die auf dem Pronotum auf seiner Grenze gegen das Scutum verlaufen (1) und sich manchmal in ihren hinteren Abschnitten nach unten hin etwas verbreitern, so daß auf jeder Seite ein gelbes Dreieck entsteht. Bei *V. media* DEG. und bisweilen auch bei *V. saxonica* F. geht von dieser Linie mitten auf dem Pronotum auf der Grenze Collare-Dreieckplatte auch ein schmaler Streifen nach unten ab, so daß ein gelber Winkel gebildet wird. Die Tegulae (2) sind völlig von Pterin erfüllt. Ein drittes Paar gelber

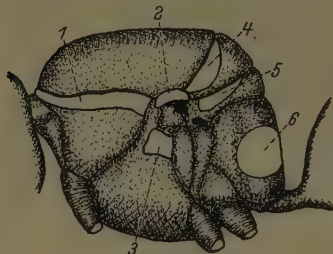


Abb. 2. Thorax einer *Vespa germanica* F. ♀ von der Seite.
1—6 = gelbe Zeichnungselemente:
1 auf Pronotum, 2 Tegula, 3 auf
Mesoepisternum, 4 auf Scutellum,
5 auf Metanotum, 6 auf Propodeum.

etwas unterhalb der Vorderflügelansätze (3). Auf dem Scutellum (4) und meist auch auf dem Metanotum (5) finden sich auf den vorderen Teilen der seitlichen Abschnitte längliche Pterinflecken. Auch auf den stark gewölbten Seiten des Propodeum, des Tergits des zum Thorax gezogenen ersten Abdominalsegments, sind oft zwei rundliche gelbe Stellen vorhanden (6). Doch sind die gelben Zeichnungselemente auf Metanotum und Propodeum manchmal nur schwach oder gar nicht entwickelt.

Über die Anatomie des Thorax von *Vespa* liegt eine eingehende Arbeit von WEBER (1926) vor, so daß sich die folgende Darstellung darauf beschränken kann, die Abhängigkeit der Zeichnung von den morphologischen Verhältnissen zu zeigen. Die pterinführenden Zeichnungselemente des Thorax lassen sich in zwei Gruppen einteilen, die sich in ihren topographischen Beziehungen zum Körperinnern und im Bau der betreffenden Integumentstücke unterscheiden. Die größere Gruppe umfaßt die Stellen, die zwar auf der normalen, mehr oder weniger ebenen Körperoberfläche liegen, an denen die Hypodermis jedoch infolge direkter Unterlagerung durch Tracheenblasen frei bleibt vom Ansatz irgendwie tätiger Gewebe. Wir treffen hier also genau die gleichen Beziehungen wie bei den pterinführenden Integumentstücken

am Kopf. Die gelben Integumentstücke überwölben an diesen Stellen Hohlräume, die von der mächtigen Muskulatur freigelassen werden. Diese Muskulatur setzt an den benachbarten schwarzen Stücken an und ist reichlich mit Tracheen versorgt. In die freien Hohlräume sind Luftsäcke eingelagert, die ohne Gewebsverknüpfung mit der Hypodermis bleiben. Diese Unterlagerung des Pterins durch die lufteerfüllten Tracheensäcke, die wir hier beobachten, ist wichtig für die *physiologische Erklärung* der Pterinablagerung und -lokalisation, worauf später genauer eingegangen wird.

Solche Luftsäcke unter der Pterinzeichnung sind jedoch nicht nur entwicklungsphysiologisch, sondern auch für die *optische* Wirkung des Pterinpigments von großer Bedeutung. Sie wirken gewissermaßen als *Reflektoren* und verstärken die Farbwirkung des Pterins ganz wesentlich; das kann man gut daran erkennen, daß die gelbe Farbe der pterinführenden Hypodermis nach Füllung dieser Hohlräume mit Flüssigkeit und schmutziger erscheint. Man kann diese Unterstreichung der Pigmentwirkung durch Reflektoren bei den Insekten nicht nur überall da beobachten, wo Pterin auftritt, sondern auch bei anderen morphologisch ähnlich gelagerten Pigmenten antreffen (z. B. bei Syrphiden, s. später).

Die zweite Gruppe pterinführender Integumentstücke begegnet uns am Thorax zum ersten Male und nur in einem Beispiel; sie hat aber, wie sich später zeigen wird, für die Zeichnung des Abdomens die allergrößte Bedeutung. Es ist dies das Auftreten des Pigments in *Duplikaturen des Integuments*, in flachen, gestreckten Anhängen des Insektenkörpers. Am Thorax ist das der Fall bei den Tegulae, die große doppelwandige Schuppen darstellen, deren gesamte Hypodermis bei frischen Tieren völlig von Pterin erfüllt ist.

γ) Die Beine.

Auch in den Beinen der Wespen ist Pterin entwickelt, bei *V. crabro* und den *V. media* ♀♀ zwar nur im ersten Beinpaar, bei den übrigen Arten aber in allen. Das Zeichnungsbild der drei Beinpaare ist im wesentlichen gleich, so daß ich mich in der Schilderung der Zeichnung und ihrer Grundlagen an die Verhältnisse am rechten dritten Bein einer *V. germanica* ♀ anschließen kann (Abb. 3).

Coxa, Trochanter und Femur sind überwiegend schwarz, die unteren Abschnitte des Beines hell. Als erstes gelbes Zeichnungselement kann ein rundlicher Fleck an der Außenseite der Coxae auftreten. Dann ist Pterin erst wieder im untersten Drittel des Femur anzutreffen, wo es auf der Außenseite entwickelt ist und sich seitlich in zwei Buchten etwas höher hinaufzieht. Auf der Tibia und dem ersten Tarsenglied ist die ganze Außenseite mit Pterin erfüllt, nur auf der Innenseite findet sich durchgängig eine schmale Zone braunen Chitins ohne untergelagertes

Pigment; ebenso sind die untersten Tarsenglieder meist ganz pterinfrei. Auf der Innenseite der Tibia liegt hinten ein langgestreckter schwarzer oder brauner Fleck, genau über dem Ansatz der Tarsenmuskulatur. Ganz in gleicher Weise stimmt die schwarze Zeichnung von Trochanter und Femur überein mit den Ansätzen der mächtigen Muskulatur zur Bewegung des gesamten Beins. Unter den gelben Stücken aber liegen genau wie an Kopf und Thorax, sackartig erweiterte *Tracheenstämme*

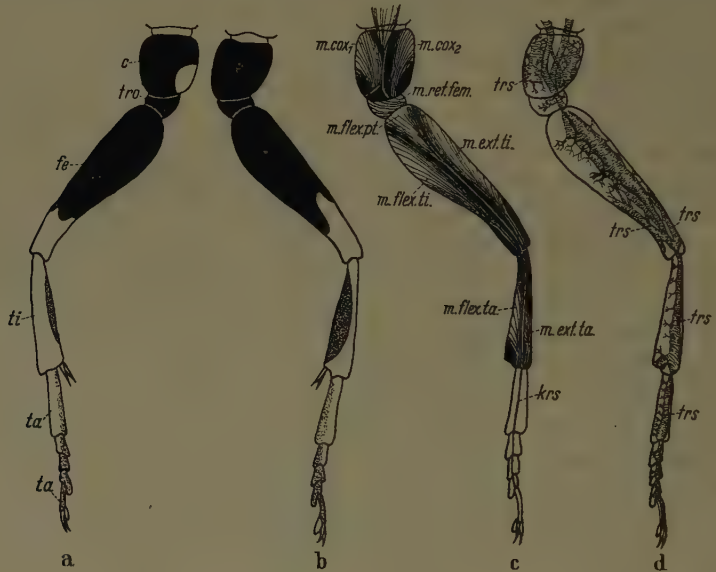


Abb. 3. Rechtes Hinterbein einer *Vespa germanica* F. ♀. a Von vorne, b von hinten, c Muskulatur, d Tracheensystem. c Coxa, tro Trochanter, fe Femur, ti Tibia, ta Tarsus. Gelbe Zeichnung weiß, schwarze schwarz; grobpunktiert Muskelsatzpigment, das bei hellen Tieren schwindet; feinpunktiert normalerweise nur hellbraunes Chitin. *m.cox₁*, *m.cox₂* Muskulatur der Coxa, *m.ret.fem.* M. remotor femoris, *m.flex.pt.* Krallensehnensmuskulatur, *m.flex.ti.* M. flexor tibiae, *m.ext.ti.* M. extensor tibiae, *m.flex.ta.* M. flexor tarsi, *m.ext.ta.* M. extensor tarsi, *krs* Krallensehne, *trs* Tracheensäcke direkt unter der pterinführenden Hypodermis.

der Hypodermis direkt an (s. Abb. 3d). Diese Beziehung ist sowohl am gelben Fleck auf der Coxa als auch bei den übrigen Elementen leicht festzustellen. Bei ganz hellen Tieren mit starker Pterinentwicklung kann jedoch nicht nur auf der Innenseite von Tibia und Tarsus, sondern sogar über den Muskelsätzen in der Tibia eine ununterbrochene Pterinschicht vorhanden sein. Auf diese Ausnahme werden wir später nochmals zurückkommen.

δ) Das Abdomen.

Auf keinem anderen Körperabschnitt tritt die charakteristische Eigentümlichkeit der Wespenzeichnung, der regelmäßig wiederholte

Wechsel scharf voneinander abgesetzter schwarzer und gelber Ringe, so ausgeprägt in Erscheinung wie auf dem Abdomen. Begründet ist dieses Bild in dem Aufbau aus regelmäßig hintereinander gesetzten, gleich gebauten und infolgedessen auch gleich gezeichneten Segmenten. Somit genügt zum Verständnis der Abdominalzeichnung die Darstellung von Bau und Zeichnung eines typischen Segments sowie die Abänderung dieses Typs bei besonders hellen oder dunklen Formen. Als ein solches *typisches Segment* sei hier das Abdominalsegment III von *V. crabro* ♀ betrachtet¹, von dem im folgenden alle Bildungen, die mit der Zeichnung im Zusammenhang stehen, eingehend beschrieben werden (Abb. 4, 6, 8).

Das Abdominalsegment der Wespen setzt sich zusammen aus dem nur schwach gebögenen Sterniten und dem mit ihm durch eine Flankenhaut verbundenen hochgewölbten Tergiten. Es zeigt also die für Hymenopteren typischen grobmorphologischen Verhältnisse. Wie es ZANDER für *Apis* ausführlich beschrieben hat, besitzt der Tergit als Verstärkung und Ansatzgrat für die vom vorhergehenden Segment her angreifende Muskulatur, etwa den Cristae am Wirbeltierskelet entsprechend, eine sog. Vorderrandleiste mit dem daran ansetzenden Vorderrandhöcker (s. Abb. 6). Am Sterniten ist jedoch im Gegensatz zu den Verhältnissen bei *Apis* keine Seitenrandleiste und kein gesonderter Seitenrandfortsatz entwickelt. Es ist vielmehr wie am Tergiten nur eine Vorderrandleiste vorhanden, während die Chitinstücke des Vorderrandhöckers und des Seitenrandfortsatzes als Stützelemente in einem einzigen gemeinsamen Fortsatz liegen, der *Vordereckhöcker* genannt sei (s. Abb. 8). Die Verbindung zum vorderen und hinteren Nachbarsegment wird durch nur schwach chitinisierte und faltbare Intersegmentalhäute aufrecht erhalten (Abb. 7, 12).

Am normalen Tergiten wie Sterniten zieht sich die *Trennungslinie Schwarz-Gelb* senkrecht zur Körperlängsachse so über das Segment, daß sie bei geradem Verlauf dieses in zwei etwa gleiche Teile, eine vordere schwarze und eine hintere gelbe Hälfte teilen würde. Doch kommt es im Normalfall nicht zu einem solch geradlinigen Verlauf der Trennungslinie zwischen den beiden Farbhalbringen eines jeden Sklerits². Vielmehr wird diese Gerade am Tergit wie am Sternit an drei Stellen unterbrochen (Abb. 4,



Abb. 4. *Vespa crabro* L. ♀. Abdomen. a Von der Rücken-, b von der Bauchseite. II—VII die äußerlich sichtbaren Segmente des Abdomens der Imago. sz Seitenzapfen. mk Mittelkeil.

¹ Die Numerierung der Abdominalsegmente erfolgt hier in der entwicklungsgeschichtlich und vergleichend-anatomisch begründeten Zählung; also Segment I = Propodeum, Segment II = erstes Segment des Abdomens der Imago.

² Als Sklerite werden die einzelnen Stücke des Chitinskelets bezeichnet (vgl. WEBER 1933, S. 3).

6 u. 8). Einmal entspringt rechts und links beim Tergiten in etwa $\frac{1}{3}$, beim Sterniten in etwa $\frac{1}{4}$ der Breite des betreffenden Skeletstückes je ein halbrunder bis nadelkopfförmiger schwarzer Zapfen, der *Seitenzapfen*, aus der gelben Fläche, der das Gelb nach hinten bis etwa zur Hälfte der Bindenbreite durchsetzt. Als dritte Unterbrechung finden wir in der Segmentmitte eine etwa dreieckige bis halbrunde Zeichnung, den *Mittelkeil*, der mit seiner Basis zwischen den beiden Seitenzapfen breit ansetzt und an den vorderen Segmenten mit seiner Spitze den Segmenthinterrand fast erreicht. Auf den hinteren Segmenten wird diese Spitze immer stumpfer und kürzer, bis die Abweichung von der geraden Trennungslinie Schwarz-Gelb zwischen den Ansätzen der beiden Seitenzapfen ganz geschwunden ist (Abb. 4). Im übrigen zeigt der



Abb. 5. a *Vespa saxonica* F. ♀, helles Tier. b *Vespa germanica* F. ♀, helles Tier. c *Vespa media* DEG. ♀, dunkles Tier. ptb Pterinbucht auf den vorderen Tergithälften.

Mittelkeil bei *V. crabro* meist nicht dasselbe tiefe Schwarz wie die eigentliche schwarze Binde, sondern nur ein tiefes Braun. Als letzte Abweichung der Trennungslinie von der Geraden wäre zu erwähnen, daß sich am Seitenrand des Tergits das Gelb spitz nach vorne ziehen kann.

Der eben geschilderte Normaltyp der Abdominalzeichnung kann mit geringen Abweichungen auch bei allen anderen Wespenarten auftreten, wird aber meist in bestimmter Weise mehr oder weniger *abgewandelt*. Die Hauptrichtungen dieser Abwandlung sind Aufhellung und Verdunkelung. Die *Aufhellung* ist bei allen heimischen Arten mit Ausnahme von *V. crabro* möglich und vor allem auf den Tergiten zu beobachten; am stärksten ausgeprägt tritt sie bei *V. germanica* auf. Sie beginnt meist mit einem Zurückweichen des Melanins im Raum zwischen Seitenzapfen und Flankenhaut, indem sich die Pterinzeichnung als breite, seitlich offene Bucht auf die normalerweise schwarze Hälfte des Tergits legt, wie das auf Tergit III der abgebildeten *V. saxonica* ♀ (Abb. 5a) zu sehen ist. Bei weiterer Aufhellung schiebt sich die seitliche Bucht immer weiter nach innen vor, und auch in der Tergitmitte beginnt das Melanin zurückzuweichen. Dabei wird der Stiel des Seitenzapfens schmaler, so daß der Seitenzapfen zunächst nadelkopfförmig wird, und daß schließlich nur noch seine Spitze als schwarzer Seitenpunkt erhalten

bleibt; dieser schwarze Punkt jedoch verschwindet niemals. Bei solchen aufgehellten Tieren ist die normale Trennungslinie Schwarz-Gelb oft als pterinfreier Strich sichtbar, der manchmal mit dunklen Punkten besetzt ist (Abb. 5a, 14b). Die Ablösung und Reduktion des Seitenzapfens kann auf den hinteren Abdominaltergiten bei allen heimischen Wespen auftreten, auf der vorderen Hälfte des Abdomens ist sie vor allem bei *V. germanica* und *V. media* ♀♀ zu beobachten. Bei *V. germanica* ist der Mittelkeil immer schmaler als bei den anderen Arten, und bei stark aufgehellten Weibchen setzt er als schmales Rechteck, dem als Spitze ein Dreieck aufsitzt, mit schmaler Grundfläche an der Trennungslinie Schwarz-Gelb an (Abb. 5b). Diese Trennungslinie verläuft bei solchen Tieren weit vorne und fast gerade nach beiden Seiten; die Seitenpunkte sitzen isoliert viel weiter hinten mitten im gelben Feld.

Die *Verdunkelung* der Zeichnung, die ich am stärksten ausgebildet bei den Arbeiterinnen einiger *V. media*-Nester gesehen habe, geht so vor sich, daß die Trennungslinie Schwarz-Gelb ziemlich gleichmäßig dem Segmenthinterrand zurückt. Endlich erreicht sie die Spitze des Mittelkeils und der Seitenzapfen, so daß sie im extremsten Fall eine Gerade bildet und am Hinterrand nur eine schmale gelbe Binde zurückläßt (Abb. 5c).

Auf den Sterniten ist auch bei sehr hellen Tieren fast nie eine ohne statistische Methoden sicher erkennbare Aufhellung zu beobachten; bei dunklen Tieren sind die Sternite dagegen im selben Maße verdunkelt wie die Tergite.

Von wesentlicher Bedeutung für das Verständnis der Zeichnung ist die Ausbildung der Intersegmental- und Flankenhäute. Die *Intersegmentalhaut*, die vom vorangehenden Segment herkommt, setzt zwar am Segmentvorderrand, genau wie auch bei anderen Insekten, ohne eine bemerkenswerte Sonderbildung direkt an. Am Hinterrand ist jedoch kein derartiger unmittelbarer Ansatz der von da zum folgenden Segment gehenden Intersegmentalhaut ausgebildet. Die Chitincuticula schlägt hier am Sterniten wie auch am Tergiten kopfwärts und nach innen zu einer *Duplikatur* um (Abb. 7), die oft bis etwa zur Segmentmitte zurückgreifen kann. Erst dort geht sie in die typische weiche Intersegmentalhaut über, die von da zum Vorderrand des nächsten Segments zieht. Nur an den Stellen der schwarzen Seitenzapfen sind vom Segmentinnern her Einbuchtungen in diese Duplikatur entwickelt (Abb. 6, 8). Die Flankenhaut stellt eine seitliche Fortsetzung der Intersegmentalhaut dar, indem deren Ansatzlinie am Tergiten in der Nähe des Seitenrandes in Richtung des vorderen Tergitecks umbiegt (Abb. 6). Dadurch entsteht auch am Seitenrande des Tergits ein schmaler Duplikaturstreifen, der die seitliche Fortsetzung der Hinterrandduplikatur bildet und ihr im Bau völlig entspricht. Am Seitenrand des Sternits dagegen entsprechen die Verhältnisse denen am Segmentvorderrand, indem hier die Flanken-

haut im Raum zwischen dem Vorderrand und der Hinterrandduplikatur am Seitenrand unmittelbar, ohne Duplikaturenbildung, ansetzt (Abb. 8).

Betrachtet man nun bei *V. crabro* die Zeichnung eines Abdominal-segments, so ergibt sich, daß die Trennungslinie Schwarz-Gelb mit Ausnahme des Mittelkeils genau der Linie entspricht, in der die untere Chitinplatte der Duplikatur in die Intersegmentalhaut übergeht (Abb. 6, 8). Die Duplikatur ist somit auf dem Abdomen, was schon früher einmal

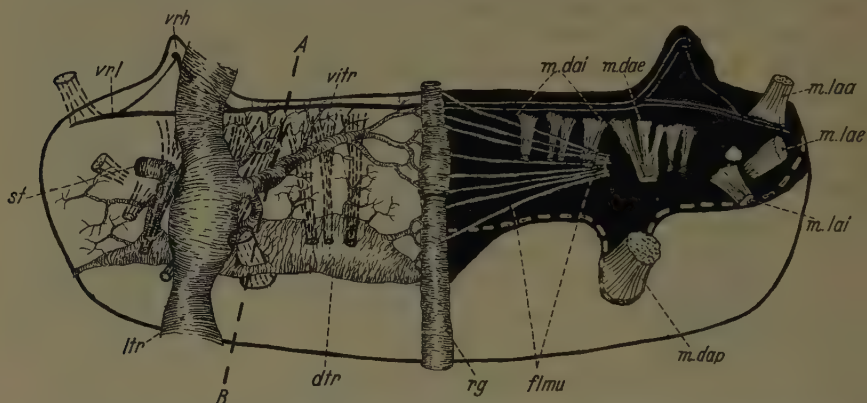


Abb. 6. *Vespa crabro* L. ♀, Tergit IV von innen mit den dem Integument zunächstliegenden inneren Organen, halbschematisch. Rechts Zeichnung und Muskulatur, links Muskulatur (gestrichelt) und Tracheen eingezeichnet. Auf der rechten Bildhälfte ist gelbe Zeichnung weiß, schwarze schwarz; die weiße gestrichelte Linie Duplikaturumschlagslinie. *m.dai* M. dorsalis abdominalis internus, *m.dae* M. dorsalis abdominalis externus, *m.lae* M. lateralis abdominalis internus, *m.lae* M. lateralis abdominalis externus, *m.lai* M. lateralis abdominalis posterior, *m.dap* M. dorsalis abdominalis posterior, *flmu* Flügelmuskeln, *rg* Rückengefäß, *dtr* dorsaler Tracheenast, *ltr* Tracheenlängsstamm, *vitr* visceraler Tracheenast, *st* Stigma, *vrl* Vorderrandleiste, *vrh* Vorderrandhöcker, *A—B* ungefähre Lage des auf Abb. 7 dargestellten Schnitts.

angedeutet wurde, der typische Ort für das Auftreten des Pterinpigments. Bei normalen und dunklen Tieren ist das Pterin ganz auf die Duplikatur beschränkt, über sie hinaus geht es nur bei stark aufgehellten Tieren. Umgekehrt ist Melanin in der typisch entwickelten Duplikatur bei normaler Zeichnung nur im Mittelkeil entwickelt und dann nicht in der sonst angetroffenen Dichte. Dieser Ort der Melaninablagerung wird später noch eingehender besprochen.

Nächst der Ausbildung der Duplikaturen ist für das Verständnis der Pigmentlokalisierung und Pigmententwicklung auf dem Abdomen wichtig das Verhältnis des Integuments zu den Geweben des Körperinnern, auch hier vor allem zu den Muskeln und Tracheen (Abb. 6, 8).

Bei *V. crabro* trifft man sämtliche Muskeln an, die JACOBS (1924) (vgl. MORISON 1928) am normalen Abdominalsegment von *Apis* beschrieben hat. Auch die Insertionsstellen dieser Muskeln sind bei *Vespa* im großen und ganzen dieselben wie bei *Apis*, nur zwei Muskelninsertionen sind anders ausgebildet als dort. Diese Abweichung ist die Folge der

weit größeren Beweglichkeit des Wespenabdomens, die durch einen etwas anderen Bau der einzelnen Sklerite und eine teilweise Änderung der Funktionen gewisser Muskeln erreicht wird. Die eine dieser beiden Abweichungen steht in einem engen Zusammenhang mit einem wesentlichen Bestandteil der Wespenzeichnung. Es ist dies die Insertion des *M. dap.* und des *M. vap.* am vorderen der beiden Segmente, die sie

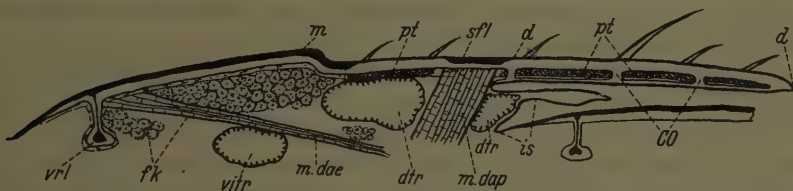


Abb. 7. Sagittaler Schnitt durch einen Tergit einer hellen Wespe in der Region des schwarzen Seitenpunkts (nach Schnitten durch helle *germanica* und *saxonica* kombiniert), halbschematisch. *m* Melanin, *pt* Pterin, *d-d* Duplikatur, *sfl* schwarzer Seitenfleck, *is* Intersegmentalhaut, *co* Columnae, *fk* Fettkörpergewebe. Sonstige Bezeichnungen wie bei Abb. 6.

verbinden. Diese Muskeln entspringen bei *Apis* unmittelbar am Segmenthinterrand mit breit fächerförmigem Ansatz und ziehen von da zum nächsten Segment. Bei *Vespa* dagegen setzt der *M. dap.* mit rundem Querschnitt genau unter dem schwarzen Seitenzapfen oder -punkt des Tergits an (vgl. Abb. 6) und zieht von da bei normaler Haltung des Abdomens etwas schräg seitlich nach vorne zum Vorderrandhöcker

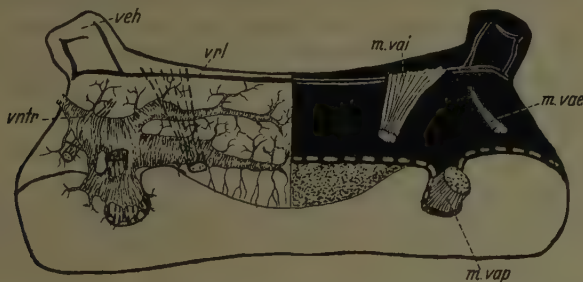


Abb. 8. *Vespa crabro* L. ♀, Sternit IV von innen mit den direkt anliegenden Organen, halbschematisch wie Abb. 6. Mittelteil mit schwächer brauner Zeichnung punktiert. *vntr* ventraler Tracheenast, *veh* Vordereckhöcker, *vrl* Vorderrandleiste, *m.vai* *M. ventralis abdominalis internus*, *m.vae* *M. ventralis abdominalis externus*, *m.vap* *M. ventralis abdominalis posterior*.

des folgenden. Ganz in gleicher Weise entspringt der *M. vap.* unter dem Zapfen des Sternits (Abb. 8). und läuft dann von da schräg seitlich zum Vordereckhöcker des nächsten Segments. Diese Ausbildung der beiden Muskelpaare ist offensichtlich die Folge der Entstehung der Duplikatur und der mit ihr eng verbundenen hochentwickelten Beweglichkeit des Abdomens von *Vespa*.

Hebt man den vorderen schwarzen Teil eines Tergits von *V. crabro* unter Glycerin-Wasser vorsichtig ab, dann werden zwei Paare großer

Tracheenäste sichtbar, die quer zur Körperlängsachse verlaufen und von den Längstracheenstämmen entspringen. Das hintere dieser beiden Tracheenpaare sind die *sackartig erweiterten*, in der Körpermitte anastomosierenden dorsalen Tracheenäste (Abb. 6), die im Pericardialsinus zwischen Diaphragma und Integument gelegen sind. Sie liegen bei *Vespa* dem Integument fast direkt, aber sehr locker an und befinden sich gerade da unter der Hypodermis, wo bei den hellen Tieren die *Pterinbucht* nach vorne einspringt, deren Größe und Lage meist genau der darunterliegenden Blase entspricht (Abb. 7). Am unverletzten Tier läßt sich diese Beziehung sehr gut beobachten bei ganz hellen Tieren von *V. rufa*, die einige Zeit in Glycerin gelegen haben, wenn man den gelben Seitenfleck inmitten der später besprochenen roten Zeichnung im Sonnenlicht mit dem Binocular betrachtet. Man sieht dann durch das durchsichtige rote Chitin hindurch fast den ganzen dorsalen Tracheenast sich im Körper hinziehen und erkennt deutlich, wie er sich direkt unter dem gelben Fleck dem Integument unmittelbar anlegt und hier als Reflektor wirkt.

Der zweite der nach Abhebung des Tergiten sichtbaren Tracheenäste, der viscerales, kommt dem Integument nirgends nahe. Die Hypodermis steht daher im vorderen Teil des Tergits überall in unmittelbarer Beziehung zu den Geweben des Fettkörpers und des Pericardialsinus.

Am Sterniten sind die Verhältnisse den eben besprochenen sehr ähnlich (Abb. 8). Die dort angetroffenen beiden Tracheen sind Zweige eines einzigen, des ventralen Astes, und auch der hintere, ventralste dieser Tracheenzweige kommt fast nie in direkte Berührung mit dem Integument. Dementsprechend wird auf der Unterseite nie eine derartige Aufhellung und Pterinentwicklung angetroffen wie auf der Oberseite.

Das Abdominalsegment II, durch das das Wespenabdomen nach vorne hin abgeschlossen wird, hat infolge dieser stark veränderten Funktion einen abweichenden Bau und damit eine andere Zeichnung. Doch bieten die dort angetroffenen Beziehungen der Zeichnung zum Bau des Segments nichts grundsätzlich Abweichendes oder Neues, so daß die langwierige Beschreibung dieser Verhältnisse übergangen werden kann.

c) Übersicht über die Gesetzmäßigkeiten der Pterinlokalisierung.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß die Lokalisation des Pterinpigments der Wespen auf Kopf, Thorax, Beinen und Abdomen dieselben Gesetzmäßigkeiten zeigt. Während wir überall da, wo Gewebe mit regem Stoffwechsel an die Hypodermis herantreten, im Integument *Melanin* antreffen, treffen wir *Pterin* überall da, wo unmittelbare Beziehungen des Integuments zu tätigen Geweben ausgeschlossen sind. Die Orte, an denen Pterin lokalisiert ist, lassen sich in zwei Gruppen zusammenfassen.

Die *erste Gruppe* ist gekennzeichnet durch Unterlagerung der pterin-erfüllten Hypodermis durch *Tracheenblasen*. Auf Kopf und Thorax

kommt Pterin fast nur an solchen Stellen des Integuments vor, wo sich große Tracheensäcke der Hypodermis unmittelbar anlegen; auch die normalen gelben Pterinzeichnungen der Beine und die gelben Pterinbuchten, die sich bei hellen Tieren auf den Tergiten vor den Umschlagslinien der Hinterrandduplikaturen finden, liegen über Tracheensäcken, die dicht an das Integument herantreten.

Die zweite Gruppe umfaßt die Pterinvorkommen in *Duplikaturen* des Integuments. Als solche Duplikaturen haben wir die Tegulae und die gelben Hinterrandbinden der einzelnen Abdominalsegmente kennengelernt.

An anderen Orten, die keine Beziehungen zu Tracheenblasen zeigen und nicht in Duplikaturen liegen, wird Pterin bei den heimischen *Vespa*-Arten nicht angetroffen, mit einer Ausnahme, die bereits erwähnt wurde. Es ist dies das Verschwinden des Ansatzes des *M. flexor tarsi* auf der Tibia, das bei hellen Tieren von *V. germanica* und *V. media* ♀♀ beobachtet wird und später noch genauer besprochen wird.

2. Die ontogenetische Entwicklung des Zeichnungsmusters.

Melanin und Pterin sind nicht nur in ihrer Lokalisation, sondern, bei Betrachtung der Entwicklung der Zeichnung, auch im Zeitpunkt ihrer ersten Einlagerung und in der Art der Weiterentwicklung völlig verschieden.

Die Entwicklung der schwarzen Zeichnungselemente bei *Vespa* ist sehr ähnlich den bereits von SCHLOTTKE (1926) bei *Habrobracon* beschriebenen Verhältnissen. Eine genaue Darstellung ihrer Entwicklung scheint aber hier dennoch wünschenswert, weil dabei einige Punkte hervorgehoben werden können, die später bei der Besprechung der physiologischen Grundlagen der Pigmentlokalisierung von Bedeutung sind. Weiterhin kann es zum Verständnis der Eigenart des Pterins wesentlich beitragen, wenn der Gegensatz zwischen Melanin auf der einen und Pterin auf der anderen Seite auch in der Art und Weise der Entwicklung sowie im Zeitpunkt des ersten Auftretens deutlich dargestellt wird.

Die ontogenetische Entwicklung der Zeichnung ist bei allen Wespen in ihren Grundzügen gleich, als Objekt der Beschreibung haben im folgenden die Puppen von dunklen *V. vulgaris* ♂♂ gedient.

a) Die Entwicklung des Zeichnungsmusters.

Das erste Pigment, das bei den Puppen von *Vespa* sichtbar wird, ist *Melanin*. Und zwar färben sich zuerst die Augen, dann die Ocellen und Mandibelschneiden, während das Tier am Körper noch gleichmäßig gelblichweiß erscheint. Dann wird die Puppe etwas gelblicher und weniger durchscheinend und am Thorax, auf dem Scutum, tritt der auch bei *Habrobracon* beobachtete olivenfarbene Schimmer auf. Kurz danach, wenn die morphologische Differenzierung des Integuments im wesentlichen beendet ist, erscheint das erste Melanin genau über den Ansatz der Flugmuskulatur. Fast zugleich oder wenig später, während das Schwarz auf dem Scutum sich verdichtet, erscheint auch auf dem Ab-

domen das erste Melanin, hier aber *nicht als Muskelansatzpigment*, sondern auf den Tergiten in den schwarzen *Mittelkeilen* der späteren Zeichnung, genau über den Stellen, wo man bei jüngeren Puppen das Rückengefäß durchschimmern sieht (Abb. 9a). Gleichzeitig damit beobachtet man das Auftreten des ersten Pigments über den Ansätzen der Mandibelmuskulatur an der Hinterwand der Kopfkapsel sowie auf dem Pronotum und auf den Pleuren und Sterna des Thorax. Erst etwas später tritt am Abdomen das erste Muskelansatzpigment hervor, und zwar sowohl am Tergiten wie am Sterniten an den Orten der Seiten-



Abb. 9. *Vespa vulgaris* L. ♀ ♀, Entwicklung der Melaninzeichnung.

zapfen, über den Ansatzstellen der Mm. dap. und vap.; zugleich werden auch die Vorderrandleiste des Abdominaltergits III und Leisten und Flecken auf Scutellum und Metanotum dunkel und die Zeichnung auf dem Clypeus beginnt hervortreten. Dieses Stadium ist auf Abb. 9b dargestellt. Während sich nun die Melaninfärbung an den beschriebenen Ausgangsstellen vertieft, wird auch der Scheitel schwarz und auf den Abdominaltergiten beginnt das Melanin als zarter Anhauch sich über die ganze später schwarze Fläche auszubreiten. Zu gleicher Zeit erscheinen sowohl auf den Tergiten wie auf den Sterniten die Ansatzstellen der übrigen

Muskulatur. Dabei ist bemerkenswert, daß die Entwicklung des Flächenmelanins auf den beiden vordersten Tergiten des Abdomens, auf denen beim ausgefärbten Tier eine Aufhellung der Zeichnung infolge Übergreifens der Pterinfärbung auf die eigentlich dem Melanin zustehende Fläche am häufigsten zu beobachten ist, deutlich zurückbleibt hinter seiner Ausbildung auf den hinteren Ringen (vgl. Abb. 9b). Es ist also das *variabelste Pigment das ontogenetisch jüngste*, eine Erscheinung, die bereits ENTEMAN (1904) für *Polistes* deutlich hervorgehoben hat, und auf die wir uns auch später bei Besprechung der roten Zeichnung von *V. rufa* zu beziehen haben. Etwa zur Zeit des Auftretens der letzten Muskelansatzflecken auf dem Abdomen erscheinen auch die ventralen Mittelkeile und nun breitet sich die schwarze Färbung auf Kopf und Rumpf allmählich über die ganze später von ihr eingenommene Fläche aus. Die Pigmenteinlagerung wird von nun ab gleichmäßig immer dichter. Kurz bevor das Tier reif ist zum Abstreifen der Puppenhaut ist auf Kopf und Rumpf die ganze Zeichnung voll entwickelt, nur das Flächenmelanin auf den beiden vordersten Tergiten ist in der Entwicklung noch etwas zurück. In den Beinen und Fühlern dagegen erscheint erst jetzt das Melanin, wird aber rasch dichter.

b) *Der makroskopisch sichtbare Verlauf der Pterineinlagerung.*

So finden wir denn am Tier, das zum Ausschlüpfen bereit ist, die *Zeichnung* in allen Einzelheiten *vollkommen entwickelt*, indem das Melanin an allen Stellen und anscheinend fast in gleicher Dichte so gelagert ist wie beim völlig ausgefärbten Insekt. Die *gelben* Elemente der Zeichnung jedoch erscheinen noch blaß und unscheinbar gelblichbraun, da in der Regel noch keine Spur von Pterin vorhanden ist. Nur der Clypeus zeigt bei einigen Tieren beim Schlüpfen bereits den grünlichgelben Anflug der ersten Pterineinlagerung. An allen anderen gelben Stellen tritt das gelbe Pigment erst dann auf, wenn das Tier geschlüpft ist und den Inhalt der MALPIGHISCHEN Gefäße entleert hat. Als erstes sichtbares Anzeichen der Bildung von Pterin in der Hypodermis wird dann das bräunliche Gelb etwas grünstichig, und erst allmählich verdichtet sich die Farbe zu dem beständigen reinen Gelb des ausgefärbten Tieres. Die erste Einlagerung und das Dichterwerden des Farbstoffs vollziehen sich an allen Stellen sehr gleichmäßig und fast gleichzeitig. An Kopf und Thorax ist das Erscheinen des Pigments manchmal ein klein wenig früher zu bemerken als am Abdomen und in den Beinen, da zuerst auf dem Clypeus und dann zu gleicher Zeit auf allen übrigen Stellen von Kopf und Thorax das Grüngelb der ersten Pterineinlagerung als gleichmäßiger Anflug sichtbar wird. Wenig später erscheint es auch in den restlichen gelben Zeichnungselementen, also in den Abdominalduplikaturen und Beinen. Auch in den Duplikaturen, die mit den Körperhohlräumen nur durch einen schmalen Spalt an der einen Seite kommunizieren, findet die Einlagerung auf der ganzen Fläche fast gleichzeitig statt; die basale Zone läßt nur ganz am Anfang der Entwicklung manchmal ein früheres Auftreten der Pigmentgranula erkennen, während die äußersten Enden etwas länger pterinfrei bleiben. Diese eben beschriebenen kleinen Entwicklungsdifferenzen werden aber sehr schnell verwischt, und die Hauptentwicklung des Farbstoffs vollzieht sich *überall in gleicher Weise zur selben Zeit*.

Werfen wir zum Vergleich auch einen kurzen Blick auf das Erscheinen und die Entwicklung des Pterins in den Flügeln von *Gonepteryx rhamni*, so sehen wir, daß auch bei den Pieriden die Vorgänge sehr ähnlich denen bei *Vespa* verlaufen. Auch hier ist die morphologische Differenzierung des Integuments und seiner Anhänge beendet und die Puppe steht 2—3 Tage vor dem Schlüpfen, wenn die eigentliche Pterineinlagerung beginnt. Die zuerst hell durchsichtigen Puppenflügel werden dunkler und schließlich undurchsichtig. Sie haben zu Beginn dieses Stadiums noch einen weiten interlaminaeren Hohlraum, der erfüllt ist von einem grünen Saft. Allmählich wird ihre Farbe stumpfer und das Pigment beginnt in den Schuppen sichtbar zu werden. Es verdichtet sich gleichmäßig und schnell, so daß am Tage vor dem Ausschlüpfen die Flügel der Männchen schon fast ausgefärbt erscheinen und goldgelb

durch die Puppenhülle hindurchleuchten, die der Weibchen deutlich als helle Flächen zu erkennen sind. Es ist hier vor allem auf die große Geschwindigkeit des Einlagerungsprozesses zu achten, auf die auch schon von den älteren Autoren hingewiesen wurde. Verschiedene Entwicklungsgeschwindigkeit des Pigments auf verschiedenen Flügelarealen ist nicht zu beobachten. Beim Schlüpfen des Falters ist beim Zitronenfalter die Pigmententwicklung im Gegensatz zu *Vespa* beendet. Denn sofort nach der Streckung der Flügel verschwindet der interlaminaire Schuppenhohlraum, während der Härtung des Chitins trocknen die Schuppen weitgehend aus und die Flügelhypodermis selbst wird stark reduziert.

Zur Ontogenie des Pterinpigments läßt sich zusammenfassend also folgendes sagen: *Pterin* wird erst dann abgelagert, wenn die *Metamorphose* fast völlig *beendet* ist und alle anderen Zeichnungselemente, vor allem die Melaninzeichnung, bereits ausgefärbt sind. Die Pterineinlagerung beginnt an *allen Stellen fast gleichzeitig* und verläuft überall *gleichmäßig* und *sehr rasch*. Bei der Pterineinlagerung sind wesentlich verschiedene Entwicklungsgeschwindigkeiten einzelner Integumentbezirke, wie sie bei der Melaninentwicklung beobachtet werden, nicht festzustellen.

C. Die Histologie des Pterinpigments bei *Vespa*.

Die Untersuchung der Wespenzeichnung hat ergeben, daß *Pterin* nur an bestimmten Integumentstellen auftritt, die morphologisch durch bestimmte Strukturen des Wespenkörpers bedingt sind. Genau so bezeichnend wie diese Lokalisation ist auch die Art der Ablagerung und das optische Verhalten des Pigments. *Pterin* wird, wie wir sehen werden, immer *in der lebenden Hypodermis* als *kristalline Granula* abgelagert; das zweite in der Wespenzeichnung wichtige Pigment, das *Melanin*, wird dagegen ebenso wie bei anderen Insekten immer als *amorphe* Substanz im *Chitin* der Cuticula eingelagert. Bei der Untersuchung des Pigments einer neuen Insektenart sind Art der Ablagerung und optisches Verhalten ebenso wie die Lokalisation wichtige Hilfsmittel und gute Kennzeichen für die Zugehörigkeit eines Pigments zur Pteringruppe. Weiterhin liefert das *cytologische* Verhalten der Pterine, vor allem während der Entwicklung, einige Beiträge zum Verständnis des physiologischen Verhaltens dieser Stoffe im Körper der Insekten.

Zur histologischen Untersuchung des Pteringewebes scheint mir *V. crabro* das geeignetste Objekt zu sein, da die Einzelzellen ziemlich groß und nicht so speziell differenziert sind wie die Schuppenbildungszellen der Pieriden. Die genaue Untersuchung wurde aus technischen Gründen auf die wesentlichste Lagerungsstätte auf dem Abdomen, auf die Hinterrandduplikatur beschränkt. Als Ergänzung schien eine vergleichende Heranziehung der Lagerungs- und Bildungsverhältnisse in den Schuppen des Pieridenflügels vorteilhaft und notwendig.

1. Material und Methoden.

Zum Studium der Einlagerung des Pterinpigments wurde den Puppen oder jungen Tieren von *V. crabro* das Abdomen mit der Schere vorne und hinten ange schnitten und entweder 12 Stunden in CARNOYScher Flüssigkeit fixiert oder direkt in 96%igen Alkohol überführt. Pterinlösende Reagentien, wie Formol, stärkere Säuren, Sublimat (der Nachbehandlung mit Jod-Jodkali und der Entjodung wegen), auch ein Erweichen und Aufhellen mit Diaphanol waren bei dem Endzweck der Untersuchung zu vermeiden. Es wurden lediglich einige Kontrollpräparate mit Diaphanol vorbehandelt. Als Einbettungsmethode hat sich die Paraffin einbettung nach dem Methylbenzoat-Celloidinverfahren gut bewährt. Objekte, in denen größere Tracheenstämme lagen, deren Lage im Präparat vernachlässigt werden konnte, kamen in der zweiten Methylbenzoatlösung in einen Vakuumexsikkator, der langsam evakuiert wurde und so lange an eine Wasserstrahlpumpe angeschlossen blieb, als Luftblasen in regelmäßigen Abständen entwichen. Wenn die Hinterleiber nun noch 2—3 Stunden im evakuierten Exsikkator blieben, waren sie praktisch luftfrei. Große Schwierigkeiten stellten sich einem sauberen Schneiden und Aufkleben der nicht erweichten Objekte entgegen, so daß die Erhaltung der Präparate bei geringeren Schnittdicken gegenüber Präparaten von weiche ren Organen viel zu wünschen übrigließ. Geschnitten wurde in Dicken von $7,5\text{--}20\mu$ mit schräg gestelltem Messer und nach Bestreichen der Schnittfläche mit einer Cellonlösung in Aceton. Aufgeklebt wurde mit Wasser; dabei ist rasch zu ver fahren, da schon warmes Wasser fein verteiltes Pterin rasch löst. Die dicken Chitin membranen reißen bei der Weiterbehandlung der aufgeklebten Schnitte bei Be rührung mit Flüssigkeiten leicht ab und zerreißen dabei meist auch die pterinfüh rende Hypodermis. Es hat sich als nützlich erwiesen, die aufgeklebten Objekte nach dem Trocknen bis gerade zum Erweichen des Paraffins vorsichtig zu erwärmen, ein glattes, sauberes Papier rasch aufzulegen und durch Darüberstreichen mit dem Daumennagel die geschnittene Cuticula fest auf dem Objektträger anzudrücken.

Auch bei der Färbung sind saure und alkalische Flüssigkeiten, auch Alaun lösungen und ähnliche unbedingt zu meiden, wenn das Pigment erhalten bleiben soll. Überhaupt zeigt es sich sehr vorteilhaft, wegen der Löslichkeit des Pterins und vor allem wegen der Gefahr des Abreißens der Cuticula auch Wasser und stärker wässerigen Alkohol als Lösungsmittel gänzlich zu meiden. Auf der Suche nach Färbeverfahren in hochprozentigen Alkoholen erwies sich die MAY-GRÜN WALDSche Färbung für die gewünschten Übersichtsbilder als einigermaßen geeignet; der Farbstoff wurde in absolutem Methanol gelöst und ohne Wasserzusatz an gewandt. Die Differenzierung erfolgte in absolutem Äthylalkohol. Zur Kontrolle wurde in Schnitten, in denen das Pigment verloren gegeben wurde, mit Hämalaun-Eosin gefärbt. Die Duplikatur-Entwicklungsstadien wurden alle nach der gebräuch lichen Hämalaun-Eosinmethode gefärbt. Der Versuch, eine Spezialfärbung des Xanthopterins auf seiner Fähigkeit, mit Diazokomponenten zu kuppeln (SCHÖPF und BECKER 1933), aufzubauen, führte nicht zu dem erhofften Ergebnis.

Bei Versuchen mit speziellen Darstellungs- und Färbemethoden ist die Methodik an Ort und Stelle angeben.

2. Die Entwicklung des Pterinpigments.

a) Die Entwicklung der pterinführenden Hypodermis bis zum Beginn der Pterineinlagerung.

Um zu einer vollen Übersicht über die Pterinentwicklung bei *V. crabro* zu kommen, ist es nötig, in der Betrachtung zurückzugehen bis zu dem Zeitpunkt, in dem die Hinterrandduplikaturen der einzelnen Segmente

entstehen. Denn in der Entwicklung der Hypodermis, die die Chitincuticula der Duplikatur abscheidet und dann das Pterinpigment einlagert, sind vier charakteristische Stadien, Wachstum, Chitinabscheidung, Reduktion und Pigmenteinlagerung zu unterscheiden, und ein Verständnis der Pterinbildung läßt sich nur dann erreichen, wenn diese vier Funktionsperioden des Pteringewebes miteinander verglichen werden können.

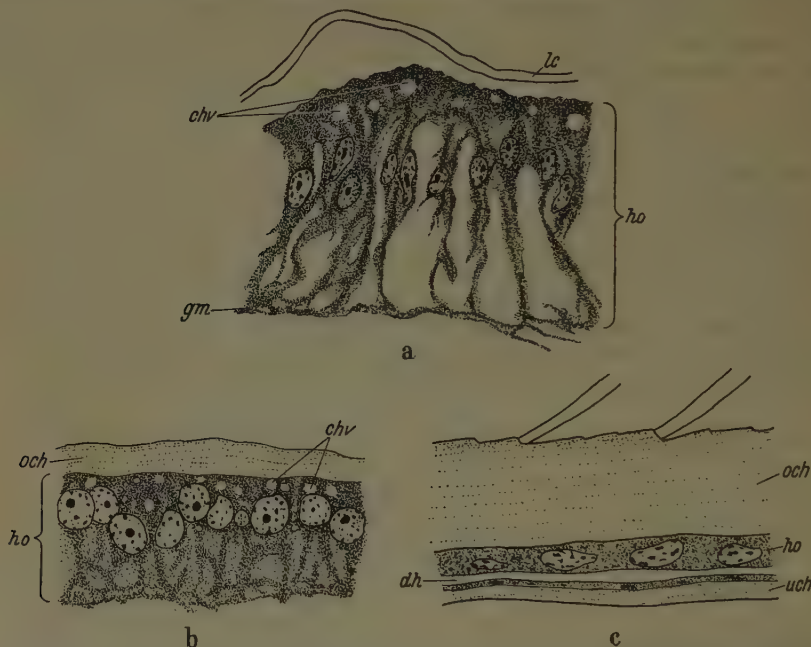


Abb. 10. *V. crabro* L. ♀, Entwicklung der Hypodermis der Duplikaturoberplatte bis zum Höhepunkt der Reduktion, Vergr. 350mal. a Hypodermis am Ende der Duplikaturausstülpung, b am Höhepunkt der Chitinbildung, c Höhepunkt der Reduktion nach Abschluß der Chitinbildung. ho Hypodermis der Duplikaturoberplatte, lc Larvencuticula, gm Grundmembran, chv chitinbildende Vakuolen, och obere Chitinplatte, uch untere Chitinplatte, dh kapillarer Duplikaturhohlraum.

Die Entwicklung der Duplikatur setzt direkt nach dem Einspinnen der Larve ein, wenn die Lockerung der Larvencuticula beginnt. Es bildet sich kurz vor dem Segmenthinterende, das durch den Ansatz der larvalen Längsmuskulatur gekennzeichnet ist, in der Hypodermis eine Epithelwucherung, eine typische *Imaginalscheibe*, die sich, vergleichbar und ähnlich der Bildung der sog. freien Flügelanlage, zu einer Falte und dann direkt zu einer breiten, aber niedrigen Tasche ausstülpt (vgl. ANGLAS 1901). Überhaupt zeigt die Entwicklung der Hinterrandduplikatur nicht nur morphologisch, sondern auch im histologischen Bild viele Analogien zur Entwicklung der Flügel, die ja gleichfalls als Duplikaturen des entsprechenden thorakalen Notums aufgefaßt werden müssen. Während

der ersten Periode der Duplikaturentwicklung, der Ausstülpung und Streckung, bilden die Hypodermiszellen des künftigen Duplikatursackes ein *hohes Epithel*, dessen Einzelzellen lang gestreckt sind (Abb. 10a). Der große Kern liegt etwa in der Mitte oder im oberen Drittel der Zelllänge, während die inneren Zellenden in lange, schmale Fortsätze ausgezogen sind, die eine Grundmembran bilden. Von Mesodermelementen trifft man in dem entstehenden Hohlraum neben der Lymphe amöboide und spindelförmige Zellen als Formbestandteile (vgl. ANGLAS 1901). Die Hypodermis der Ober- und der Unterplatte ist hier schon dadurch etwas verschieden, daß die Oberseite wesentlich höhere Zellen mit längeren Fortsätzen besitzt, die dazu noch dichter stehen als die Zellen der Unterseite.

Auch die Vorgänge, die nach erfolgter Streckung der Duplikatur sich vollziehen, sind denen im Flügel analog. Das vorher lockere Epithel wird dichter, die einzelnen Zellen kürzer und der ganze Sack plattet sich ab, indem die beiden Hypodermen sich einander stark nähern. Schließlich verschwinden die unteren Zellfortsätze ganz und die Hypodermis der Oberplatte stellt sich als *Zylinderepithel* (Abb. 10b) dar. Während dieser Veränderungen hat die *Chitinabsonderung* eingesetzt. Eine eingehende Verfolgung der dabei verlaufenden Vorgänge war im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht möglich, doch glaube ich, die Angaben von REICHELT (1925) bestätigen zu können. Was in dem hier behandelten Zusammenhang wesentlich ist, ist die Möglichkeit, das cytologische Bild, das die Hypodermis und ihre Zellen hier am Höhepunkt ihrer Funktion zeigen, in Vergleich zu setzen mit ihrem vorherigen Aussehen und mit ihrem Zustand während der Pterinproduktion (Abb. 10a—c). Auch jetzt noch liegt der Kern der dichtgedrängten, aber verkürzten Zellen im apicalen Teil, ist groß und rund oder oval, mit deutlichem Nucleolus und daneben mit scharf umgrenzten Chromatingranula. Das Plasma enthält nur wenig feine Granula und zeigt an der Außenseite, wo das Chitin entsteht, die von REICHELT beschriebene vakuolige Struktur (Abb. 10b). Diese Verhältnisse findet man in gleicher Weise in der Hypodermis der Duplikaturoberplatte und über dem Körpergewebe.

Die Hypodermis der dünnen Unterplatte dagegen erscheint sehr viel niedriger und strukturärmer und ist schon zu einem ganz flachen Plattenepithel reduziert. Sie wird, da in ihr kein Pterin entwickelt wird, bei den folgenden Darlegungen nicht mehr berücksichtigt. Sie wird nach kurzer Zeit zu einem dünnen, fast kernlosen Häutchen reduziert. Im übrigen bestätigt sich an diesem Beispiel bei *Vespa* die Beobachtung (REICHELT 1925), daß die Höhe der absondernden Hypodermis proportional ist der Dicke der von ihr gebildeten Cuticula.

Nach Beendigung der Chitinbildung beginnt bei *Vespa* die Melanin-einlagerung. Aber auch die *Reduktion der Hypodermis*, die ja auf diesem Entwicklungsstadium bei den Insekten die Regel ist, setzt sofort ein. Zu dieser Zeit ist die äußere Gestalt der Duplikatur mit ihren Borsten und den später zu besprechenden Columnae voll entwickelt und die beiden Chitinplatten haben sich fast bis zu ihrem endgültigen Abstand genähert,

so daß der Rest des einst vorhandenen, mit Hämolymphe erfüllten Hohlraums jetzt einen kapillaren Spaltraum darstellt (Abb. 10c, *dh*), der mit dem Körperinnern nur noch durch eine schmale Öffnung kommuniziert, die unter der Umschlagslinie der Intersegmentalmembran verläuft. Die einsetzende Rückbildung der Hypodermis tut sich zunächst kund in ihrer Abplattung, die Hand in Hand geht mit einer Auflösung eines großen Teils ihrer Zellen. Das *flache Epithel*, das man jetzt auf den Schnitten antrifft (Abb. 10c) zeigt zuerst viele unregelmäßige Kerne mit geballtem Chromatin und später neben den erhaltenen Kernen im Plasma dichte mit Hämatoxylin färbbare Granula. Die Zellgrenzen verschwinden auf den Schnitten völlig, und die zurückbleibenden Kerne machen einen reduzierten Eindruck, sie sind kleiner als die früheren und platt, der Nucleolus ist nicht mehr deutlich zu scheiden von den übrigen etwas geballten Chromatingranula. Zwischen den später pterinführenden Stellen der Hypodermis und den Stellen, über denen in der Cuticula gerade die Melaninbildung im Gange ist, sind wesentliche Unterschiede nicht zu sehen, höchstens scheinen die oben erwähnten freien Granula, die im Plasma liegen, in der Duplikatur etwas zahlreicher zu sein.

Diese Veränderungen vollziehen sich in der gesamten Hypodermis zur Zeit der Melaninbildung. Nach Abschluß der Melaninbildung, wenn die Wespe reif ist zum Abstreifen der Puppenhaut, hat die Hypodermis, vor allem auch die der gelben Stellen, den *Höhepunkt der Reduktion* erreicht.

b) Die Einlagerung des Pterins.

Kurz darauf schlüpft das Tier aus, und die *Einlagerung des Pterin-pigments* beginnt. Seine Entwicklung in der Wespenhypodermis ist auf alle Fälle eine allmähliche, wie es ja auch schon makroskopisch zu erkennen ist. Der Ausfärbungsvorgang läßt sich an Schnitten genau verfolgen. Die ersten Stadien der Pigmenteinlagerung, die man antrifft, zeigen die Pigmentkörnchen zum größten Teil in den apicalen Abschnitten der Hypodermiszellen meist ziemlich gleichmäßig über größere Teile der Hypodermis verteilt; nur in einigen Zellen scheint in Kernnähe manchmal eine gewisse Verdichtung stattzufinden (Abb. 11a). Doch sind die Kerne — wie schon oben gezeigt wurde und wie auch aus dem Vergleich ihres Aussehens mit dem Aussehen von Kernen lebender Gewebe, die auf denselben Schnitten sichtbar sind, hervorgeht — als *reduziert* anzusehen. Eine wesentliche Beteiligung der Kerne an der Farbstoffproduktion dürfte schon deshalb kaum in Frage kommen; auch zeigen sich zur Zeit der Pterinbildung keine Anzeichen einer Abgabe von Substanz vom Kern ins Plasma. Weiter ließ sich auf den Präparaten bei stärkster Vergrößerung beobachten, daß die Pterinkörnchen um gewisse kleine, nicht gefärbte Zentren dichter herumliegen. Dadurch bekommt die Lagerung der Farbstoffkörnchen auf den frühesten Stadien bei ganz starker Vergrößerung ein manchmal wabenförmiges Aussehen.

Bestimmte Beziehungen der Farbstoffablagerung zum *Funktionszustand einzelner Zellen* lassen sich zwar nicht experimentell beweisen, aber aus dem Flächenbild der Hypodermis während der Pterinentwicklung schließen. Zwar breitet sich die Farbstoffeinlagerung von der vorderen Schwarz-Gelbgrenze her sehr rasch und recht gleichmäßig über die ganze gelbe Fläche hin aus, doch kann man am lebenden Objekt und an frisch herausgenommenen Integumentstücken erkennen, daß einzelne Zellen und Zellgruppen den Farbstoff etwas früher enthalten als andere in ihrer nächsten Nachbarschaft. Es ließ sich an solchen vereinzelt pterinführenden Zellen beobachten, daß der erste Farbstoff in der Zellmitte, über dem Kern, erschien, während die peripheren Abschnitte des Zellkörpers noch ohne Einschlüsse waren. Dies bestätigt die am Schnittpräparat gemachte Beobachtung einer primären Verdichtung des Farbstoffs in Kernnähe. Schließlich finden sich auch beim ausgefärbten Tier an der Grenze der gelben Zeichnungselemente oft einzelne Zellen, die im ungefärbten oder schwarzen Teil des Integuments in ihrer Pigmentführung vereinzelt dastehen. Auf jeden Fall ist durch

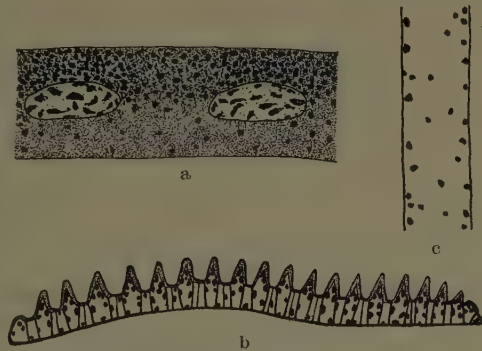


Abb. 11. a *V. crabro* L. ♀, erste Pterineinlagerung in die Hypodermis. Vergr. 1150mal. b und c *Gon. rhamni* L. ♂, b Pterin in Schuppe, c Pterin in Haar. Vergr. 1150mal.

diese Beobachtungen bewiesen, daß die Zellen der Hypodermis bei der Pterinablagerung als Einzelindividuen funktionieren und nicht zu einem einheitlichen und ungliederten Syncytium verschmolzen sind.

Auch im *Pieridenflügel*, bei *Gonepteryx rhamni*, erscheint das Pterin in den Schuppen erst nach völliger Ausbildung des Chitins und damit auch der Schuppen, etwa zwei Tage vor dem Schlüpfen des Falters. Die Reduktion der Bildungselemente der Chitinstrukturen ist hier gleichfalls im Gang. Sie ist auch bei der Schuppenbildungszelle und ihrem Kern zu beobachten, die sich in dem von REICHELt beschriebenen stark färbbaren Stadium befinden, in dem sich die Schuppenbildungszelle von der Schuppe zu lösen beginnt. Das Pigment erscheint auf einmal im ganzen Schuppenhohlraum, der um diese Zeit noch die Reste des Bildungsplasmas enthält, manchmal sogar im apicalen Teil der Schuppe zuerst, und wird dann sehr schnell dichter. Bei der Kleinheit der Elemente ist es schwer festzustellen, ob neben der Vermehrung der Körnchen auch noch ein Wachstum der älteren Teilchen statthat. In der Flügelhypodermis aber, vor allem auch im basalen Teil der Schuppenbildungszellen, konnte niemals ein Auftreten von Pigment oder einer Substanz

beobachtet werden, die sicher als eine Vorstufe der Pterine zu deuten wäre. Die Trennung der Bildungszelle von der Schuppe ist kurz vor dem Auschlüpfen des Falters beendet; danach wird auch die Flügelhypodermis selbst reduziert und der interlaminaire Hohlraum schwindet, so daß vom Zeitpunkt des Schlüpfens ab eine weitere Pterinentwicklung unterbunden ist. Bei *Vespa* dagegen findet die Einlagerung des Pterins, wie gezeigt wurde, erst nach dem Schlüpfen statt.

c) *Beziehungen der Pterinbildung zu Feinstrukturen der Hypodermiszellen; Herkunft der Pterinvorstufen.*

Nach vielen neueren Arbeiten scheint bei vielen Zellprozessen eine Beziehung zwischen den chemischen Vorgängen im Plasma und dem Gehalt der Zellen an *Mitochondrien* zu bestehen. Eine Beteiligung solcher Strukturen ist an einigen Objekten auch für Pigmentbildungsvorgänge bei Insekten beschrieben (PAILLOT und NOEL 1926; VOINOW 1928). Deshalb wurde auch die Pterinbildung einer orientierenden Untersuchung in dieser Richtung unterworfen. Es wurden auf verschiedenen Stadien vor und während der Bildung von Pterin kleine Stückchen der Hinterrandduplikatur von *V. crabro* ♀♀ nach BENDA fixiert, nach WATANABE eingebettet und nach BENDA gefärbt. Entsprechende Stücke wurden zur Darstellung etwa vorhandener Binnenapparatstrukturen nach CHAMPY fixiert und nach KORSCH osmiert. Doch war das Ergebnis dieser orientierenden Untersuchung unklar, so daß eine eingehende Untersuchung über die Beteiligung solcher Zellgranula bei der Pterinbildung im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht durchgeführt wurde. In der Duplikatur fanden sich zwar auf allen frühen Stadien einige Granula mit der violetten Mitochondrialfärbung, aber es war kein bemerkenswerter Unterschied zwischen der pterinbildenden Hypodermis und den Hypodermisabschnitten zu bemerken, die unter melaninführendem Chitin liegen. Zudem scheinen die Zellen dann, wenn die Pterinbildung deutlich eingesetzt hat, fast gar keine derartigen Granula mehr zu enthalten. Bei der Behandlung zur Darstellung des Binnenapparates zeigte die Hypodermis weder innerhalb noch außerhalb der Duplikatur eine derartige Struktur.

Einen wichtigen Hinweis für eine etwa geplante eingehendere Spezialbearbeitung der Beteiligung zytologischer Feinstrukturen an der Pterinbildung haben die Versuche zur Versilberung des pterinbildenden Gewebes ergeben. Es scheint geraten, für derartige Arbeiten nicht die Duplikatur selbst, sondern die bei hellen Formen, z. B. *V. germanica*, vor ihr liegenden Pterinbuchten über den Tracheenblasen als Untersuchungsobjekt zu wählen. Diese sind von unten nur von der Tracheenblase unterlagert, die leicht zu entfernen ist, so daß man hier die empfindlichen Fixierungs- und Darstellungsmethoden direkt auf das einschichtige Plattenepithel wirken lassen kann.

Um Anhaltspunkte zur Frage nach der *Herkunft* des Materials für die Pterinbildung zu gewinnen, wurden Duplikaturstücke von *V. crabro* und *V. germanica* in verschiedenen Stadien vor, während und nach der Pterinbildung untersucht. Sie wurden nach der zur Darstellung von Purinkörpern üblichen Methode mit ammoniakalischer Silbernitratlösung behandelt und nach Auswaschen mit Hydrochinon reduziert. Doch kann man die erzielten Bilder nicht als klar und eindeutig ansprechen, da neben dem Pterin und seinen vermutlichen Vorstufen auch andere Körper sichtbar werden, die Silber aus alkalischer Lösung binden

oder reduzieren. So ergaben Präparate vor der Pterineinlagerung oft eine sehr schöne Darstellung der Zellgrenzen in der Hypodermis, und in anschließenden Geweben und Zellen sind stark geschwärzte Elemente zu sehen. Doch in den Pterinzellen selbst geht das Sichtbarwerden von deutlichen Silbergranula genau parallel der Pterineinlagerung, wie sie auch am nicht vorbehandelten Objekt beobachtet werden kann. Dabei ist bemerkenswert, daß die Silberverbindungen der Pterine auch nach der reduzierenden Behandlung nicht schwarz, sondern meist nur graubraun erscheinen. Wenn also durch die Silberbehandlung in den Pterinzellen vor der direkt sichtbaren Farbstoffkristallisation kein pterin- oder purinartiger Körper in größerer Menge nachzuweisen ist, dann muß man annehmen — allerdings unter der noch unbewiesenen, aber wahrscheinlichen Voraussetzung, daß die Vorstufen der Pterine derart darstellbare Silberverbindungen geben —, daß die *Vorstufen* des Pigments während der *Pterinablagerung von außen zuwandern*.

d) Zusammenfassung.

Auch die zuletzt beschriebenen Untersuchungen durch speziellere Methoden ergaben kein Material, das im Widerspruch stände zu dem Eindruck, den das Pterinepithel nach der Behandlung mit den gebräuchlichen Methoden zur Übersichtsfärbung und beim Vergleich mit den vorhergehenden Funktionszuständen derselben Hypodermisabschnitte macht. Hier wie dort erscheint es zur Zeit der eigentlichen Farbstoffbildung als *reduziert* und nicht mehr im Besitz der vollen funktionellen Leistungskraft tätiger Gewebe. Die Herabsetzung der Stoffwechselintensität im Pteringewebe ist vor allem dadurch bedingt, daß seine *Hauptfunktion*, die Abscheidung der Cuticula, *beendet* ist. Weiterhin ist sie aber auch eine Folge seiner *Lokalisation* in schmalen Anhängen des Körpers und an anderen Stellen des Integuments, die zur Zeit der Pterinbildung weitgehend vom Stoffwechselgeschehen des Gesamtkörpers isoliert sein dürften.

Trotz dieser Isolierung können die *Vorstufen* des Pterinpigments nicht aus den Pterinzellen selbst stammen, sondern nur aus der *Hämolymphe* von außen zuwandern. Für diese Auffassung sprechen einmal die Ergebnisse der Silberbehandlung, zweitens der Vergleich der Pterinablagerung mit der Ablagerung von Purinkörpern, der an späterer Stelle durchgeführt wird, und drittens die große Masse stickstoffhaltigen Materials, die schließlich in jeder einzelnen pterinführenden Zelle gespeichert wird und sicher ein Mehrfaches der stickstoffhaltigen Abfallprodukte des Stoffwechsels einer einzelnen Hypodermiszelle darstellt. Trotz des reduzierten Charakters der pterinführenden Hypodermis und ihrer Zellen ist die Tätigkeit der *einzelnen* Hypodermiszellen ein wesentlicher Faktor der Pterinablagerung.

3. Die Lagerung des Pterins beim ausgefärbten Tier.

Im Laufe der Weiterentwicklung wird nun bei *Vespa* die gesamte Hypodermis der gelben Stellen so vollgepfropft mit dem eingelagerten

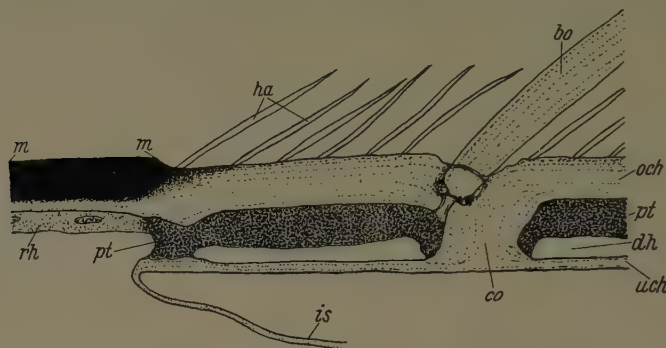


Abb. 12. *V. crabro* L. ♀, Sagittalschnitt durch einen Abdominaltergit an der Grenze Schwarz-Gelb, kurz nach Beendigung der Pterineinlagerung. Vergr. 320mal. *bo* Borste, *co* Columnna, *dh* kapillarer Duplikaturhohlraum, *ha* Haare, *is* Intersegmentalmembran, *m* Melanin, *och* obere Chitinplatte der Duplikatur, *pt* pterinführende Hypodermis innerhalb der Duplikatur, *rh* reduzierte Chitinplatte der Duplikatur, *uch* untere Chitinplatte der Duplikatur.

Pigment, daß man auf Schnitten ein einheitliches, durch Zellgrenzen nicht unterbrochenes Pigmentband sieht (Abb. 12). Von sonstigen Strukturen kann man bei vorsichtiger Färbung höchstens hier und da

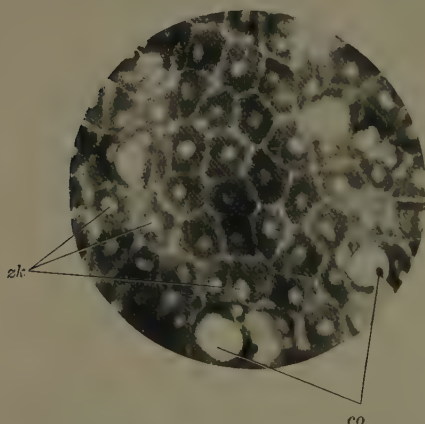


Abb. 13. *V. crabro* L. ♀, Pterineinlagerung noch nicht auf dem Höhepunkt; Aufsicht auf überlebende Duplikatur von unten. Vergr. 230mal. *zk* Zellkerne, *co* Columnnac.

einmal einen schwach gefärbten Zellkern erkennen. Die Anhäufung von Pterin ist so groß, daß die Hypodermis in ihrer Höhe sogar noch eine gewisse nachträgliche Volumenzunahme zu erfahren scheint. Es erfolgt bei diesem Prozeß sowohl eine Vermehrung der Farbstoffgranula als auch eine Vergrößerung der Einzelkörner. Schließlich nimmt die farbstoffgefüllte Hypodermis gut ein Drittel des gesamten Höhendurchmessers der Duplikatur ein. Während so im Querschnitt die Pterinschicht völlig einheitlich und ungegliedert erscheint, zeigt sie als Flächenpräparat ein etwas anderes Bild. Betrachtet man eine überlebende Duplikatur

eines ausgefärbten Tieres von der Fläche, am besten von der Unterseite, so erscheint die Pterinschicht nicht einheitlich, sondern es ist deutlich zu erkennen, daß das Pigment in polygonalen Zellen abgelagert ist, deren

Grenzen als helle Linien sich abheben und ein regelmäßiges Maschenwerk bilden (Abb. 13). Diese pterinerfüllten Zellen platten einander so regelmäßig ab, daß sie recht gleichmäßige Fünf- bis Sechsecke bilden. In der Mitte der einzelnen Zellen heben sich die Kerne als helle Flecken deutlich heraus. Die Kernnatur dieser Flecken konnte auch durch Vitalfärbung der überlebenden Stücke mit Methylgrün bestätigt werden.

Betrachtet man den gelben Teil eines Sternits oder Tergits mit schwacher Vergrößerung von oben, so zeigen sich auf der gelben Fläche neben den kleineren und sehr zahlreichen hellen Flecken der Kerne auch noch eine große Zahl größerer rundlicher pterinfreier Stellen (Abb. 13). Bei stärkerer Vergrößerung kann man beobachten, daß am kopfwärts gelegenen Rande der meisten dieser Flecken je eine größere Borste entspringt, und daß nur wenige der farblosen Stellen dieser Beziehung zu einer Borste entbehren. Diese borstenlosen Flecken kann man an einigen Stellen als flache Gruben erkennen. Auf Schnitten sieht man, daß die hellen Flecken Chitinsäulen entsprechen, die die beiden Chitinplatten der Duplikatur verbinden (Abb. 12). Diejenigen, die keine Beziehungen zu Borsten zeigen, entsprechen völlig den *Columnae*, die schon längere Zeit aus Käferelytren bekannt waren und von KÜHNELT (1923) auch für kurze Duplikaturen an Sterniten von *Carabus Ullrichi* sowie für Duplikaturen am Thorax von Käfern und Hemipteren beschrieben wurden. Diese *Columnae* haben die Funktion, die beiden Chitinplatten der Duplikatur in ihrer natürlichen gegenseitigen Lage und Entfernung festzuhalten. Bei *Vespa* ist eine große Zahl der *Columnae* nicht für sich allein entwickelt, sondern steht offensichtlich in Verbindung mit dem Ansatz einer größeren Borste. Auf Schnitten kann man daher den Porus, der von der Bildungszelle zum Innern der Borste führt, noch deutlich erkennen (Abb. 12). Unmittelbar neben der Umschlagslinie der Duplikatur sind typische *Columnae* in fortlaufender Reihe und regelmäßiger dichter Anordnung entwickelt, ähnlich wie Säulen an der Vorderfront eines antiken Tempels. Am besten ist diese Ausbildung auf versilberten Präparaten zu sehen. Diese besonders kräftige Abstützung der Umschlagslinie hängt offensichtlich damit zusammen, daß an dieser Linie die Gefahr einer Auseinanderzerrung der beiden Chitinplatten der Duplikatur besonders groß ist.

Eine kurze Bemerkung über den Bau der pterinführenden Duplikatur von *V. germanica* in einer Arbeit von FREY (1936) zeigt, daß der Autor, der nur Imagines untersucht hat, den Duplikaturcharakter der Stelle, die er abbildet (vgl. l. c. Abb. 30), nicht deutlich erkannt hat, obwohl er in der unteren Chitinplatte der Duplikatur die sog. Ventrallage der Käferelytren gefunden zu haben glaubt, die er sonst bei Hymenopteren vermißt.

Über die Lagerung des Pterins in den *Schuppen* der *Pieridenflügel* hat BAER (1899) berichtet. Er schreibt, es liege als körniges Pigment dicht gedrängt in der ganzen „oberen Chitinplatte“. Diese Beobachtung ist falsch; auch SÜFFERT (1924) betont die Unrichtigkeit der meisten Angaben von BAER. Die Pieridenschuppe besteht, genau wie die Schuppen anderer Falter, aus zwei Chitinlamellen. Erstens aus einer dünnen, strukturlosen Unterplatte, und zweitens aus der etwas stärkeren Oberplatte, die bei den Pieriden in Längsfalten gelegt ist; die Oberkanten dieser Längsfalten sind etwas verdickt und nach dem Leitertyp untereinander durch Querbrücken verbunden. Zwischen diesen beiden Blättern befindet sich der Schuppenhohlraum, der beim ausgewachsenen Flügel sehr eng ist und im wesentlichen nur noch aus den Kanälen unter

den Falten der Oberplatte besteht. Wie nun die Verhältnisse in der Wespenhypodermis und auch die Entwicklung des Pigments bei *Gonepteryx* zeigen, wird Pterin nicht im Chitin, sondern im Plasma der Hypodermis- und der Schuppenbildungszellen abgelagert. So finden wir auch in der Schuppe des ausgeschlüpften Falters das Pterin nicht in der oberen Chitinplatte, sondern in den von ihr bedeckten Hohlraumkanälen, in denen sie beim Trocknen der Schuppe am Chitin festkleben (Abb. 11b). Daher kommt es, daß bei einer Betrachtung der Schuppen von der Fläche, vor allem auch im Polarisationsmikroskop, das Pterin meist in lange Zeilen angeordnet erscheint, die längs über die Schuppen hinziehen. Auch die langen *Körperhaare* der Pieriden enthalten Pterin. Das Pigment liegt im weiten Lumen der Haare, dem Chitin der Haarwände von innen angeklebt, wurde also unzweifelhaft ursprünglich im Plasma der Haarbildungszelle abgelagert (Abb. 11c).

4. Die optischen Merkmale des Pterinpigments.

Auch bei stärkster Vergrößerung erscheint das Farbstoffband in der Wespenhypodermis im normalen durchfallenden Licht als eine einheitliche Schicht regellos durcheinanderliegender Körnchen von unregelmäßiger Gestalt. SCHMIDT (1924) hat beobachtet, daß das Pigment der Pieriden *kristallin* ist. Ich kann diesen Befund für das Pterinpigment von *Vespa* sowie für alle anderen untersuchten pterinführenden Insekten bestätigen. Beobachtet man einen Schnitt durch ein pterinführendes Integumentstück von *Vespa* im Dunkelfeld mit starkem seitlichem Auflicht oder mit dem LEITZschen Ultropak, dann sieht man auf dem schwarzen Untergrund, in dem sonst nur noch die Ränder der Chitinstrukturen schwach hervortreten, die mit Pterin vollgepfropfte Hypodermis als leuchtend hellgelbes Band sich durch die ganze Duplikatur hinziehen. Die Untersuchung im Polarisationsmikroskop stellte die durch diese Beobachtung sehr wahrscheinlich gemachte kristalline Struktur des Pigments sicher. Die Kristallite zeigen deutlichen *Pleochroismus*. Beim Einschalten des Analysators leuchten sie hell goldbraun auf, und trotz der Kleinheit der Einzelelemente, die jedes Erkennen von Kristallformen unmöglich macht, sind beim Drehen des Objektisches deutlich Auslöschungerscheinungen zu beobachten. Eine Verschiedenheit zweier Typen, die auf getrennte Kristallisation der beiden Hauptfarbstoffe, des Xanthopterins und des Leukopterins, hätte schließen lassen, ist nicht zu beobachten. Während nun im durch- und auffallenden Licht, auch im Polarisationsmikroskop, wenn nur der Analysator eingeschaltet ist, die Pterinschicht aus regellos gelagerten Kristalliten zu bestehen scheint, zeigt sich beim Einschalten des Gipsplättchens eine eigenartige Gesetzmäßigkeit der Lagerung. Die Kristalle zeigen dann beim Drehen des Objektisches gewissermaßen paketweise, in regelmäßiger Folge und in Gruppen, die gleiche Abstände haben und etwa den einzelnen Bildungs-

zellen entsprechen könnten, einen Farbwechsel von gelb nach grün. Dies kann als regelmäßige Orientierung der optischen Achsen der Kristallite in den einzelnen Zellen gedeutet werden, ähnlich wie sie auch bei gewissen Guaninzellen beobachtet wurde.

Als einfaches und sicheres Erkennungsmerkmal vieler Farbstoffe können typische *Fluoreszenzerscheinungen* im ultravioletten Licht dienen. Für Insektenfarbstoffe liegt in dieser Hinsicht erst eine Arbeit von COCKAYNE (1924) über die Verteilung fluoreszierender Pigmente bei Schmetterlingen vor. Während er bei anderen Tagfalterfamilien im ultravioletten Licht sehr oft deutliche Fluoreszenzfarben beobachten konnte, gibt er an, daß er bei den Pieriden entweder gar keine oder nur ganz schwach angedeutete violette Fluoreszenzfarben gefunden habe. Bei einer Nachprüfung dieser Beobachtungen ergab sich ihre Richtigkeit. Im Gegensatz zu ihren Lösungen fluoreszieren die kristallisierten reinen Pterine sehr schwach. In den natürlichen Pterinpigmenten der Insekten haben wir zudem immer Farbstoffgemische vor uns, so daß keine reinen Fluoreszenzfarben einzelner Bestandteile dieser Gemische zu erwarten sind, und die Undeutlichkeit und Unsicherheit der Beobachtung noch größer wird. Außerdem muß die Eigenfluoreszenz des Chitins und die Anwesenheit stark fluoreszierender in der Cuticula oder im Plasma der Pterinzellen gelöster Körper berücksichtigt werden. Aus diesen Gründen ist die Untersuchung im ultravioletten Licht zur Prüfung von Insektenpigment auf Pterin nicht brauchbar.

D. Verbreitung und Topographie des Pterinpigments bei den einzelnen Insektenordnungen.

Der Nachweis der Pterine bei den *Vespiden* hat zum ersten Male die alte Anschauung widerlegt, daß diese Körper nur bei Pieriden ausgebildet würden. Aus dieser Feststellung ergibt sich dann weiter die Frage, ob Pterinpigment noch bei anderen Insekten, vor allem bei solchen aus anderen Ordnungen und Familien, entwickelt ist. Die Feststellung der Verbreitung des Pterinpigments ist deshalb von großem Interesse, weil unter gewissen Voraussetzungen aus einem Vorkommen in mehreren Insektenordnungen auf eine *allgemeinere Bedeutung* der Pterine im Stoffwechsel der Insekten geschlossen werden kann.

1. Methodik der Untersuchung.

Deshalb wurde die Suche nach weiteren Vorkommen von Pterinpigmenten alsbald aufgenommen. Das wichtigste Hilfsmittel bei dieser Arbeit ist die *morphologische Analyse*. Sie gründet sich auf die Kenntnis der charakteristischen, morpho-physiologisch bedingten Lokalisation, der typischen Ablagerungsweise und des mikroskopisch-optischen Verhaltens des Pterinpigments. Wenn die weiße, gelbe, orange oder ziegelrote Farbe eines Pigments Pterin vermuten läßt, und dieses Pigment auf seine Zugehörigkeit zur Pteringruppe untersucht werden soll, so ist es zunächst auf seine morphologischen Merkmale zu prüfen. Läßt diese Untersuchung Pterin vermuten, so muß die *chemische Bearbeitung* die stoffliche Natur des untersuchten Pigments so weit erfassen können, daß seine Zugehörigkeit zur Pteringruppe einwandfrei feststeht.

Die *morphologischen Merkmale* der Pterinpigmente sind aus den Beobachtungen zu entnehmen, die bei der Bearbeitung des Wespenpigments gemacht wurden. Als *erstes Kriterium* für Pterin ist nach dem Ergebnis dieser Beobachtungen zu fordern, daß der betreffende Farbstoff eingelagert ist entweder in Duplikaturen oder in solche Bezirke des Integuments, unter denen große Tracheenblasen entwickelt sind. Als *zweites* morphologisches Merkmal des Pterinpigments wurde seine typische Lagerungsweise in der Hypodermis gefunden, die deutlich Beziehungen zum Funktionszustand der einzelnen Hypodermiszellen zeigt. Als *drittes* Merkmal für die Pterinnatur eines Pigments ist sein optisches Verhalten heranzuziehen. Als Pigment abgelagertes Pterin erscheint im durchfallenden Licht immer als dunkle Granula, im auffallenden dagegen leuchtet es auf und zeigt im Polarisationsmikroskop deutlich die kristalline Struktur der Einzelelemente, die pleochroitisch sind und beim Drehen des Objekttisches Auslöschungerscheinungen zeigen.

Bei einer gewissen Übung ist das Pterin an diesen eben nochmals kurz zusammengestellten Merkmalen schon sehr sicher zu erkennen, so daß nur in wenigen Fällen, so bei den Tenthrediniden, bei einigen Syrphiden und bei einer Tipulide, die chemische Untersuchung die morphologische Diagnose nicht bestätigt hat. Zudem ist die morphologische Untersuchung fast *ohne Materialverlust* durchzuführen.

Da von den meisten Insekten, bei denen auf Grund der morphologischen Vorarbeit Pterinpigment vermutet wurde, nur sehr wenig Material zu beschaffen war, mußte die Methodik zum *chemischen Nachweis* der Pterine so weit wie möglich verfeinert werden. Diese Aufgabe wurde gelöst durch Ausarbeitung einer chemischen *Mikromethodik*, die es im günstigsten Falle, beim Vorliegen von Xanthopterin, erlaubt, den Pterinnachweis mit dem Farbstoff eines einzigen Tieres einwandfrei zu führen. Für den Nachweis von Xanthopterin und Erythropterin mittels der jetzt zur Verfügung stehenden Methoden genügen wenige Gamma ($1 \gamma = \frac{1}{1000} \text{ mg}$) Substanz; aber auch für Leukopterin und Guanopterin liegt die Erfassungsgrenze unter 1 mg. Eine ausführliche Darstellung dieser mikrochemischen Methoden und ihrer Grundlagen sowie eine Kritik ihrer Fehlerquellen und Grenzen wird an anderer Stelle gegeben (BECKER und SCHÖPF 1936). In der vorliegenden Arbeit möchte ich mich auf eine kurze Darstellung der wesentlichsten Grundzüge dieser Verfahren beschränken und sie nur insoweit beschreiben, als sie für das Verständnis der Reaktionen und Erkennungsmerkmale wichtig sind, die bei der Beschreibung der einzelnen pterinführenden Insekten genannt werden.

Für die mikrochemische Identifizierung von *Xanthopterin* ist das wertvollste Hilfsmittel die sog. *chromatographische Analyse*. Diese Arbeitsmethode hat in den letzten Jahren in der Naturstoffchemie immer größere Bedeutung erlangt, da sie die Reindarstellung und Identifizierung vieler Stoffe erlaubt, auch wenn sie in sehr schwer trennbaren Gemischen und nur in geringer Menge vorliegen. Es ist hier nicht der Ort, auf die Grundlagen und Einzelheiten dieser Methode einzugehen;

zur allgemeinen Orientierung sei auf die Zusammenfassungen von WINTERSTEIN (1933) und von HESSE (1936) hingewiesen, eine ausführliche Darstellung der chromatographischen Analyse von Pterinen wird in den Arbeiten von SCHÖPF und BECKER (1936), BECKER und SCHÖPF (1936) und von KOSCHARA (1936) gegeben. Die Grundlage für die unten beschriebenen Nachweise ist die Beobachtung, daß beim Durchsaugen einer Lösung von Xanthopterin in 0,01%iger methanolischer Salzsäure durch eine Säule von Aluminiumoxyd das Xanthopterin nahe der Säulenoberfläche als schmales gelbes Band quantitativ adsorbiert wird. Diese schmale Zone von adsorbiertem Xanthopterin fluoresziert im ultravioletten Licht der Analysen-Quarzlampe intensiv gelbgrün. Adsorbiert man eine Lösung von Xanthopterin in n/250 wässriger Salzsäure an Aluminiumoxyd, so ist im Tageslicht nichts von einer Farbstoffzone zu bemerken; unter der Analysenlampe jedoch leuchtet fast die ganze Säule hell gelbgrün. Dieses Verhalten bei der Adsorption, vor allem die kalte hell gelbgrüne Farbe der Fluoreszenz des adsorbierten Farbstoffs, ist beweisend für Xanthopterin und noch bei Anwesenheit von 1 γ des Farbstoffs zu beobachten. Eine andere scharfe Adsorptionsprüfung, zu der jedoch mehr Farbstoff benötigt wird, ist die von KOSCHARA ausgearbeitete Methode der Adsorption an Frankonit KL, eine natürliche Bleicherde. Dabei wird der Farbstoff aus einer wässrigen Pufferlösung von bestimmtem p_H als gelbe Zone adsorbiert, das Adsorbat mit einer zweiten Pufferlösung gewaschen und zum Schluß durch eine dritte Pufferlösung wieder vom Adsorptionsmittel abgelöst. Die so erhaltene Farbstofflösung ist weitgehend gereinigt und läßt die Beobachtung typischer Fluoreszenzerscheinungen des Xanthopterins zu, die an ungereinigten Xanthopterinlösungen nicht exakt zu beobachten sind. Eine charakteristische Fluoreszenzerscheinung, die dumpfe Rotfluoreszenz, die eine Lösung von Xanthopterin in 20%iger Schwefelsäure unter der Analysen-Quarzlampe zeigt, ist auch ohne eine solche Reinigung an Rohauszügen des Pigments zu beobachten.

Zur Extraktion der Farbstoffe müssen die pterinführenden Integumente so vorbehandelt werden, daß man möglichst reine Lösungen erhält. Auch die Einzelheiten dieser *Vorbehandlung* sind an anderer Stelle dargestellt, so daß hier eine Wiederholung nicht nötig ist. Die Extraktion selbst erfolgt durch Behandlung mit n/2 Ammoniak. Die erhaltenen Extrakte werden durch Zentrifugieren soweit wie möglich geklärt und im Exsikkator zur Trockne eingedunstet. Der dabei zurückbleibende Trockenrückstand wird zur Durchführung der einzelnen Reaktionen benutzt.

2. Das Vorkommen bei den einzelnen Ordnungen.

Für die Suche nach der Verbreitung des Pterinpigments standen mir die entomologischen Sammlungen des Hessischen Landesmuseums in Darmstadt zur Verfügung; diese enthalten die Arten der paläarktischen Fauna fast vollständig und aus den exotischen Faunengebieten die typischen Vertreter bis zu denen der wesentlichsten Familien und Gattungen. Bei der Durchsicht dieser Zusammenstellungen wurden alle Tiere, deren Pigmente ihrer Farbe nach Pterin vermuten ließen, auf die Lokalisation, Einlagerung und Optik dieser Pigmente untersucht. Ließ das Ergebnis der Untersuchung auf Pterin schließen, dann wurde dieser Befund, wenn irgend möglich, chemisch nachgeprüft. Ich glaube, daß das untersuchte Material vollständig genug war, daß mit der folgenden Zusammenstellung die *Übersicht* über die Verbreitung der Pterine als *Pigment* bei den Insekten in großen Zügen gegeben ist.

Getrocknete Sammlungsexemplare sind bei den Formen, bei denen das untersuchte Pigment nicht in den Flügeln liegt, zur morphologischen und zur chemischen Analyse im allgemeinen nicht brauchbar. Denn bei ihnen sind die Tracheen zusammengefallen und die Mehrzahl der Gewebe gefault, so daß dem pterinführenden Integument die Reste der verschiedensten inneren Organe in irgendeiner zufälligen Lage fest ankleben. Dadurch ist natürlich eine exakte Feststellung von Lagebeziehungen unmöglich, ebenso auch die Säuberung, die für die Gewinnung genügend reiner Lösungen für die chemische Untersuchung Voraussetzung ist. Dazu wird das Pterinpigment selbst durch Fäulnis oft stark zersetzt. Deshalb wurden zu allen Untersuchungen über die Pigmente derjenigen Ordnungen, deren Pigment in der Hypodermis des Rumpfes liegt, möglichst nur heimische Vertreter herangezogen, die frisch gefangen und dann sofort für die Untersuchung vorbehandelt wurden. Je ein Tier, das für die Untersuchung der Farbstofflokalisation bestimmt war, wurde nach dem Fang sobald wie möglich in Glycerin-Wasser 1 : 1 gebracht und möglichst bald untersucht, die übrigen wurden in Alkohol konserviert. Die morphologische und histologische Untersuchungsmethodik war dieselbe, die in den betreffenden Abschnitten über den Wespenfarbstoff beschrieben wurde.

Bei der folgenden Einzelbesprechung ist die Reihenfolge der Ordnungen so gewählt, daß zunächst die behandelt werden, in denen Pterin als Pigment weiter verbreitet ist, und bei denen es daher für den gesamten Färbungs- und Zeichnungscharakter der Ordnung eine wesentliche Rolle spielt. Dann werden die Ordnungen besprochen, bei denen die Verbreitung geringer ist, und schließlich die, bei denen vergeblich nach Pterin gesucht wurde.

a) Ordn. Hymenoptera.

Während in der Unterordnung *Symphyla* (Fam. *Tenthredinidae* und *Siricidae*) der chemische Nachweis von Pterin noch nicht geglückt ist, trotzdem der morphologische Befund sein Vorliegen wahrscheinlich macht, ist es in der Unterordnung *Apocrita* in vielen Familien in weiter Verbreitung gefunden worden.

α) Fam. *Ichneumonidae*.

Als Objekt für die vollständige morphologische und chemische Untersuchung des gelben Pigments einer Art aus dieser Familie wurden die Männchen von *Amblyteles amatorius* MÜLL. gewählt. Am Kopf und Thorax, deren Farbe im wesentlichen schwarz ist, sind bei dieser Art gelbe Zeichnungen nur an solchen Stellen entwickelt, an denen auch bei *Vespa* Pterin eingelagert ist; auf der Frons, den Genae und dem Metanotum fehlt es. Wo gelbes Pigment vorhanden ist, zeigt es dieselben Beziehungen zu Duplikaturen und Tracheensäcken wie bei *Vespa*. Die Abdominalzeichnung ist in ihrem Erscheinungsbild von der Vespidenzeichnung stark abweichend. Hinterrandduplikaturen sind bei den Ichneumoniden nur schwach entwickelt, und daher ist bei *A. amatorius* nur am fünften und sechsten Tergit Pterin als schmaler gelber Streifen in solche Duplikaturen eingelagert. Die Abdominalsegmente 3 und 4 sind aber auf ihrer ganzen Fläche gelb, und auf dem kopfwärts anschließenden zweiten Segment

ist am ganzen Hinterrand ein breiter gelber Saum vorhanden. Dadurch entsteht im vorderen Abschnitt des Abdomens ein breiter *gelber Ring*, der auch auf der Bauchseite nicht unterbrochen ist. Untersucht man ein solches Tier in Glycerin-Wasser mit dem Binocular, so erkennt man, daß im dritten und vierten Segment die großen Tracheenblasen, zu denen die Tracheenlängsstämme im vordersten Teil des Abdomens erweitert sind, der Hypodermis der Tergite anliegen. An die Sternite legen sich zwar keine Tracheen direkt an, aber auch andere Gewebe sind hier nicht zu beobachten, so daß die beiden Segmente bei der Untersuchung bis auf das Darmrohr fast völlig inhaltslos erscheinen. In der Hypodermis der Sternite ist das Pterinpigment nur in wenigen einzelnen Zellen in dünner Schicht eingelagert. In der Hypodermis der Tergite ist zwar die Pigmentlage wesentlich dichter, aber im Vergleich mit *Vespa* immer noch sehr dünn und lückenhaft, da hier noch größere Zellgruppen ohne eingelagerten Farbstoff sind. Das optische Verhalten des Pigments unter dem Mikroskop zeigt alle wesentlichen Merkmale des Pterinpigments.

Wenn die Farbe des gelben Rings auf dem Abdomen trotz der geringen Dichte des Pterinpigments sehr intensiv erscheint, so ist das darin begründet, daß die überlagernde Cuticula selbst durch einen Farbstoff, der ihr in homogener Lösung eingelagert ist und wohl zur Melaningruppe gehört, kräftig gelb gefärbt ist. Die gelbe Färbung der Sternite beruht fast ausschließlich auf dieser Farbstoffdurchtränkung der Cuticula. Aber auch auf den Tergiten besteht die wesentlichste Wirkung des eingelagerten Pterins lediglich darin, daß es die Farbwirkung des darüberliegenden gelben Chitins verstärkt. Eine weitere wesentliche Verstärkung dieses Effektes ist durch die Reflexion an der Oberfläche der darunterliegenden Tracheenblasen bedingt, wie dies schon bei *Vespa* beschrieben wurde.

Zur chemischen Untersuchung standen die isolierten und gereinigten Abdominalsegmente 3 + 4 von etwa 40 Tieren zur Verfügung. Der Trockenrückstand der ammoniakalischen Auszüge des Pigments war schwach gelb und gab bei der Murexidreaktion eine bräunlichrote Färbung; eine Lösung in 20%iger Schwefelsäure zeigte die dumpf rote Fluoreszenz des Xanthopterins. Er wurde mit 0,01%iger methanolischer und dann mit n/250 wässriger Salzsäure ausgezogen und die Lösungen an Aluminiumoxyd adsorbiert; sowohl nach der Adsorption aus wässriger als auch nach der Adsorption aus methanolischer Salzsäure wurde die hellgelbgrün fluoreszierende Adsorptionszone des Xanthopterins beobachtet. Damit ist *Xanthopterin* sicher nachgewiesen. Der in verdünnter Säure schwer lösliche Teil des Trockenrückstandes war ein farbloser Körper, der aber nicht identifiziert werden konnte, da seine Menge zu gering war.

In den Unterfamilien der *Ichneumonidae*, vor allem bei den *Ichneumoninae*, *Pimplinae* und *Tryphonidae* ist Pterin als Pigment weit verbreitet und besonders häufig auf dem Scutellum und in Hinterrandduplikaturen des Abdomens eingelagert. Dabei trifft man neben gelben auch rein weißes Pigment an solchen Stellen. Es scheint bei solchen Tieren ein weißes Pterin, vielleicht Leukopterin, ohne Xanthopterinbeimengung entwickelt zu sein. Sehr häufig trifft man Arten, die auf den

Abdominalsegmenten 3 und 4 an der Stelle, wo bei *A. amatorius* der gelbe Ring entwickelt ist, einen *braunroten* Ring haben. Untersucht man solche Tiere auf das Pigment des roten Ringes, dann erkennt man, daß in der Hypodermis keinerlei Farbstoff abgelagert ist, daß also nicht etwa Erythropterin vorhanden ist, sondern daß die Gesamtfarbe auf einen homogen in der Chitincuticula verteilten Farbstoff zurückzuführen ist. Dieser Farbstoff ist ebenso wie der gelbe Cuticulafarbstoff von *Amblyteles* nach seiner Einlagerung und seinen chemischen Eigenschaften den Melaninen zuzurechnen; er wird weiter unten im Abschnitt über *Vespa rufa* genauer besprochen. Im übrigen besteht bei diesen braunroten Ringen der Ichneumoniden dieselbe Beziehung zu untergelagerten Tracheenblasen, wie sie bei dem gelben Ring von *A. amatorius* beschrieben wurde.

β) Fam. *Chalcididae*.

Auch in dieser Familie trifft man auffallend schwarzgelb gefärbte Tiere. Die schönsten und größten gehören zur Gattung *Leucospis*; vor allem die große *L. gigas* F. führt neben der schwarzen Melaninzeichnung gelbes Pigment in der für Pterin typischen Ablagerungsweise. Daneben könnten noch einige Gattungen kleiner Chalcididen Pterin entwickelt haben.

γ) Fam. *Mutillidae*.

In dieser Familie ist bei *M. indica* L. ♀ gelbes Pigment anzutreffen, das seiner Lagerung und seinem optischen Verhalten nach Pterin sein dürfte.

δ) Fam. *Scoliidae*.

Die Arten der Gattung *Scolia* führen Pterin an vielen Stellen des Integuments, an denen es auch bei *Vespa* angetroffen wird, vor allem aber ist bei ihnen Pterin in den Abdominaltergiten 3 und 4 eingelagert, in denen die großen abdominalen Tracheenblasen bis an die Hypodermis heranreichen. Nach dem *Xanthopterin*-Nachweis bei *Sc. hirta* SCHRANK, bei der diese Zeichnung rein gelb ist, interessierte vor allem die große amerikanische *Sc. ephippium* SAY., bei der die pterinführenden Integumentstellen leuchtend rote Farbe besitzen. Doch zeigte sich schon bei der Extraktion mit Ammoniak, daß die rote Komponente des Pigments auch hier fest in der Cuticula sitzt. Der Trockenrückstand des ammoniakalischen Auszugs wurde mit n/250 wäßriger Salzsäure angerieben und diese Lösung an Aluminiumoxyd adsorbiert. Doch in dem erhaltenen Chromatogramm wurde keine Andeutung einer Anwesenheit von Erythropterin beobachtet, und nur *Xanthopterin* festgestellt.

ε) Fam. *Tynnidae*.

Aus dieser kleinen Familie stand mir die große Art *Tynnus annulatus* KBY. zur Verfügung, die eine ganz wespenartige Gestalt und Zeichnung

hat. Auch die Lagebeziehungen und die optischen Eigenschaften ihres Pigments lassen auf Pterin schließen, und mittels der Adsorptionsmethodik war der Xanthopterinnachweis leicht zu führen.

ξ) Fam. *Vespidae*.

Wenn auch einige Gattungen der Familie *Vespidae* im Gesamthabitus der Tiere teilweise stark von *Vespa* abweichen, so zeigen doch fast alle Vespiden das typische Bild der schwarzgelben Wespenzeichnung. Auch die topographischen Beziehungen dieser Zeichnung zu Strukturen des Gesamtkörpers sind überall im wesentlichen die gleichen, und die Einzelabweichungen der Zeichnungstypen der verschiedenen Gattungen von der *Vespa*-Zeichnung sind auf die Abänderungen des Gesamtbaues der Tiere zurückzuführen, indem mit der funktionellen Abwandlung der Sklerite, Muskeln und Tracheen auch die von diesen bedingten Zeichnungselemente entsprechend abgeändert wurden. Bei der chemischen Untersuchung des gelben Pigments kann *Xanthopterin* überall nachgewiesen werden.

Die Färbung und Zeichnung der amerikanischen Arten der Gattung *Polistes*, die der Gattung *Vespa* sehr nahesteht, ist von ENTEMAN (1904) vor allem im Hinblick auf die Bildung geographischer Rassen und neuer Arten und im wesentlichen mit variationsstatistischen Methoden untersucht worden. Die chemische und histologische Untersuchung des gelben Pigmentes wurde sehr flüchtig und mit roher Methodik durchgeführt; zwar wurde im Hinblick auf die Arbeiten von HOPKINS die Möglichkeit einer Verwandtschaft des gelben Farbstoffs mit dem Zitronenfalterfarbstoff geprüft, doch wurde nicht einmal eine Andeutung einer solchen Beziehung gefunden. ENTEMAN hielt vielmehr nach ihren Löslichkeitsversuchen (mit konzentrierter Salpetersäure und ähnlichen Reagenzien!) den gelben wie auch den schwarzen Farbstoff von *Polistes* für Azofarbstoffe. Auch die Lagerung des Pterins in der Hypodermis ist nicht richtig beobachtet und die kristalline Natur der Granula nicht erkannt worden. Gut beschrieben wurde dagegen die Ausbildung der Zeichnung und die Lokalisation des schwarzen und des gelben Pigments. Dabei hat ENTEMAN die Beziehung der Zeichnungselemente zu Strukturen des Wespenkörpers betont, doch hat sie, durch die Arbeit TOWERS (1903) angeregt, lediglich die Beziehung einiger Muskelansätze zur Melaninzeichnung klar erkannt und genauer beschrieben. Sie betont, daß diejenigen Anteile der schwarzen Zeichnung, die selbst noch bei ganz hellen Tieren vorhanden sind und in der ontogenetischen Entwicklung als erste auftreten, über Muskelansätzen liegen. Der gelbe Farbstoff tritt nach ENTEMAN bei allen Arten an den Hinterrändern der Segmente und in den Seitenflecken auf, und die Autorin schließt daraus, daß die Lokalisation des gelben Pigments nur zur äußeren Organisation des Wespenkörpers in Beziehung stehe; diese Beziehung soll am Abdomen am klarsten zum Ausdruck kommen. ENTEMAN hat die morphologischen Grundlagen der Pterinlokalisierung noch nicht erkannt und auf eine gemeinsame Basis zurückgeführt. Die ontogenetische Entwicklung der Zeichnung und der Pigmente verläuft bei *Polistes* nach ENTEMANS Darstellung im allgemeinen genau so wie bei *Vespa*. Den wertvollsten Teil ihrer Arbeit bilden die variationsstatistischen Untersuchungen über die Korrelationen zwischen Ausbreitung und Verringerung der schwarzen Zeichnungselemente auf den verschiedenen Körperbezirken. Sie hat festgestellt, daß die Verringerung der gelben bzw. die Ausbreitung der schwarzen Zeichnungen auf allen Körperteilen positive Korrelation zeigt, daß also die Zeichnung einer

Wespe im allgemeinen als *Ganzes* variiert. Außerdem sind wichtig ihre orientierenden experimentellen Versuche zur Beeinflussung der Zeichnung. ENTEMAN glaubt aus ihren Versuchen schließen zu können, daß Temperatur und Luftfeuchtigkeit einen großen Einfluß auf die Ausbildung der Zeichnung haben, indem niedere Temperatur die Menge des schwarzen Pigments erhöht und hohe Luftfeuchtigkeit seine stärkere Ausbreitung begünstigt. Dadurch soll das Vorkommen sehr dunkler *Polistes*-Arten und -Rassen in den nördlichen Küstengebieten Amerikas erklärt werden. Die von ENTEMAN beschriebene Reaktionsweise der *Polistes*-Zeichnung auf Temperaturreize stimmt im wesentlichen mit den Ergebnissen überein, die SCHLOTKE (1926) bei der Untersuchung von *Habrobracon* erhielt.

Zu ähnlichen Ergebnissen wie ENTEMAN kam auch ZIMMERMANN (1931) bei der Untersuchung der Variabilität der Zeichnungen paläarktischer Vespiden, vor allem *Polistes*, *Odynerus* und *Eumenes*. Die Verdunklung und Aufhellung zeigt, wenn auch nicht bei allen Arten in gleicher Weise und Deutlichkeit, positive Korrelationen zwischen den verschiedenen Körperabschnitten. Die Ausbildung ähnlich gezeichneter Rassen von verschiedenen Arten und Gattungen am selben Ort macht wahrscheinlich, daß bestimmte Umweltfaktoren die Färbung und Zeichnung dieser Arten in gleicher Weise beeinflussen, so daß deutliche Konvergenzen entstehen. Die Auffassung über die Wirkung von Temperatur und Feuchtigkeit ist bei ZIMMERMANN die gleiche wie bei ENTEMAN.

η) Fam. *Psammocharidae* (*Pompilidae*).

Die *Wegwespen* haben ähnlich wie viele *Sphegiden*, die im nächsten Abschnitt behandelt werden, rote Zeichnungen auf den Abdominalsegmenten 2, 3 und 4, manchmal nur auf den Tergiten, manchmal als Ringe rund um das Abdomen. Die Beziehungen dieser Zeichnungen zum Tracheensystem sind die gleichen wie bei den ähnlich gezeichneten Ichneumoniden. Bei *Salix fuscus* KOHL habe ich unter der rotbraunen Cuticula in der Hypodermis kein Pterin finden können, hier wirkt also ebenso wie bei der im nächsten Abschnitt behandelten *Ammophila* allein ein Melanin als Pigment, in seiner Wirkung unterstützt von der Spiegelwirkung der untergelagerten Tracheenblase. Bei *Pompilus* (*Psammochares*) *viaticus* L. jedoch findet sich in der Hypodermis ein mehr oder weniger dichter Schleier von Pterin, der bei Tieren, die in Glycerin-Wasser liegen, im Sonnenlicht schon bei schwacher Vergrößerung gut zu erkennen ist. Bei Formen wie *P. quadripunctatus* F. endlich ist der rote Ring geschwunden und über den Tracheenblasen sind kleine gelbe Flecke entwickelt, die *Xanthopterin* führen.

θ) Fam. *Sphegidae*.

Die große Mehrzahl der zahlreichen Gattungen und Arten dieser Familie ist sowohl in ihrer Gestalt als auch in ihrer Färbung den Vespiden sehr ähnlich. Das gelbe Pigment enthält viel *Xanthopterin*, wie sich z. B. schon mit einem einzigen Tier von *Philanthus triangulum* F. nachweisen läßt. Mit dem Trockenrückstand des ammoniakalischen

Auszugs aus dem Abdominalintegument eines einzigen Männchens konnte sowohl die Rotfluoreszenz in 20%iger Schwefelsäure, also auch die Adsorption an Aluminiumoxyd aus wäßriger und methanolischer Salzsäure und die helle gelbgrüne Fluoreszenz der Adsorbate beobachtet werden, womit Xanthopterin einwandfrei nachgewiesen ist; auch die Murexidreaktion wurde eindeutig erhalten. Auch die morphologische Analyse des Pigments der schwarzgelben Arten zeigt alle wesentlichen Merkmale des Pterinpigments.

Von Interesse ist die Beobachtung, daß auch bei den *Sphegiden* in der Farbe des Pterinpigments ein ähnlicher *Sexualdimorphismus* auftritt, wie er bei *Pieriden*, z. B. bei *G. rhamni*, so häufig ist. Bei *Philanthus coronatus* F. z. B. zeigt das Männchen neben dem Melanin ein kräftig zitronengelbes, das Weibchen nur ein schwach weißliches Pterin. Es wird also auch hier eine ähnliche geschlechtsbestimmte Steuerung bestimmter Stoffwechselvorgänge zu vermuten sein, wie man sie für die Erklärung des Sexualdimorphismus der *Pieriden* pigmente annehmen muß.

Bei Arten mit roter Zeichnung, z. B. *Ammophila campestris* JUR., wurde vergeblich nach Erythropterin gesucht. Der breite rotbraune Ring auf der vorderen Hälfte des Abdomens dieser Art zeigt die gleichen morphologischen Beziehungen wie die entsprechenden Ringe bei *Ichneumoniden* und *Pompiliden*; er wird unterlagert von den großen vorderen Tracheenblasen.

c) Fam. *Apidae*.

Auch zwei heimische Apidengattungen, *Nomada* und *Anthidium*, haben neben der schwarzen oder braunen Grundfarbe des Melanins gelbe Zeichnungen, die dieselben Lagebeziehungen wie das Wespenpterin zeigen. Bei *A. manicatum* L. und *N. fucata* Pz. konnte in dem Farbstoff je eines Tieres durch die Rotfluoreszenz in 20%iger Schwefelsäure und das Verhalten bei der Adsorption an Aluminiumoxyd *Xanthopterin* nachgewiesen werden.

b) Ordn. *Lepidoptera*.

Die Schmetterlinge wurden schon von HOPKINS, BAER und URECH auf das Vorkommen von „Pigmenten der Harnsäuregruppe“ gründlich untersucht, doch wurde bei keiner anderen Familie außer den *Pieriden* ein solches Pigment festgestellt. Dieses Ergebnis ist mit der neuentwickelten Mikromethodik noch nicht eingehend nachgeprüft worden.

Die *Pieriden* sind die Insektengruppe, deren Pterine bis jetzt weitaus am besten untersucht sind, so daß sich alle unsere Kenntnisse über die Chemie der Pterine auf die Bearbeitung der *Pieriden* pterine gründen; dennoch wissen wir heute noch nicht, wie viele verschiedene Pterine bei den *Pieriden* vorkommen. Mit der fortschreitenden Verbesserung der Trennungsmethodik und bei Untersuchung neuer Objekte wird wohl noch manche Erweiterung der Liste der natürlichen Pterine zu erwarten sein.

Zur Übersicht über die bisherigen Ergebnisse der chemischen Bearbeitung der Pieridenpigmente ist die folgende Tabelle 2 beigegeben, in der die einzelnen seit 1925 untersuchten Pieriden und die in ihnen nachgewiesenen Pterine zusammengestellt sind.

Tabelle 1. Vorkommen der bis jetzt bekannten Pterine bei den untersuchten Pieriden.

(+++ = sehr viel, ++ = viel, + = wenig, (+) = Spur, — = kommt nicht vor, ? = noch nicht nachgeprüft.)

	Lenko- pterin	Erythro- pterin	Xantho- pterin	Guan- pterin	Sonstige Pterine
<i>Pieris brassicae</i> L. . .	+++	—	—	?	Anhydroleukopterin
<i>Gon. rhamni</i> L. ♂ . . .	++	(+)	+++	+	Chrysopterin
<i>Gon. rhamni</i> L. ♀ . . .	++	(+)	(+)	?	Mesopterin
<i>Appias nero</i> F. ♂ . . .	—	+++	++	+	Neues gelbes Pterin
<i>Appias drusilla</i> . . .	+++	(+)	(+)	—	Mesopterin, Allopterin
<i>Catopsilia argante</i> F. ♂	—	++	+++	—	Neues gelbes Pterin
<i>Catopsilia statira</i> ♂ . .	++	—	++	+	Mesopterin?
					Neues gelbes Pterin
<i>Colias edusa</i> F. ♂ . . .	—	++	+++	—	Neues gelbes Pterin
<i>Euchloe cardamines</i> L. ♂					
rote Flügelspitzen . .	(+)	+++	+	++	
weiße Flügelfläche . .	+++	—	—	?	

Die Lagerung des Pieridenpigments in den Pieridenschuppen ist in ihren wesentlichen Zügen schon beschrieben. Die *Zeichnung* und Zeichnungsphysiologie der Pieridenflügel bedarf jedoch noch einer gründlichen Bearbeitung. Eine solche war im Rahmen der vorliegenden Arbeit nicht beabsichtigt; diese Arbeit sollte vielmehr unter anderem auch für eine derartige Analyse Grundlagen geben. Zwar ist die Pieridenzeichnung in älterer Zeit von DIXEY (1894) unter vergleichenden Gesichtspunkten beschrieben worden, doch genügt diese Arbeit in ihrer Methodik und Zielsetzung den heutigen Anforderungen nicht mehr. Eine brauchbare neuere Untersuchung, in der die Zeichnungen dieser Familie im Hinblick auf die Untersuchungen an anderen Lepidopteren-Familien einer gründlichen vergleichenden Analyse unterzogen worden wären, liegt bisher nicht vor; SÜFFERT (1929) und SCHWANWITSCH (1924) haben in ihren Untersuchungen über das Nymphalidenschema lediglich angegeben, daß dieses auch für die Pieridenzeichnung teilweise Gültigkeit habe. Doch trifft diese Feststellung ohne weiteres nur für die *schwarzen* Elemente der Zeichnung zu, die wohl dem Querbindensystem der Nymphaliden entsprechen dürften. Wieweit die Verteilung der verschiedenen *Pterine* denselben Formgesetzen gehorcht, ob sie zur selben Zeit und in gleicher Weise determiniert wird, wie die Elemente der schwarzen Melaninzeichnung, ist noch ungeklärt. Die Erscheinungsformen der *Pterinzeichnung* auf den Pieridenflügeln lassen sich anscheinend nur schwer

zusammen mit der Melaninzeichnung durch ein und dasselbe Schema völlig erklären.

Wie im letzten Hauptabschnitt dieser Arbeit gezeigt wird, bedeuten Melaninbildung auf der einen und Ptereinlagerung auf der anderen Seite zwei völlig entgegengesetzte und einander normalerweise ausschließende Verhaltensweisen im Stoffwechsel der Hypodermiszellen. Zwischen der Bildungsperiode des Melanins und der des Pterins liegt zudem ein großer zeitlicher Abstand. Daraus läßt sich vermuten, daß neben den Vorgängen, die die Elemente der Melaninzeichnung festlegen und sie von der großen Fläche der „Grundfarben“ abgrenzen, noch andere Vorgänge im Flügel ablaufen könnten, die die Areale der einzelnen Pterinpigmentgemische bestimmen. Daß eine derartige Auffassung nicht ganz unwahrscheinlich ist, zeigt die Arbeit von KÖHLER und FELDOTTO (1935), die im Puppenflügel von Vanessen während der ganzen Entwicklungsdauer bis zur schlüpfenden Imago sensible Perioden für die verschiedenartigsten Entwicklungsabläufe nachgewiesen haben.

Die chemische Methodik, die die Erfassung von Unterschieden der Pigmentgemische verschiedener Flügelareale erlaubt, ist in ihren Grundlagen entwickelt. Als Beispiel sei hier die Untersuchung über die Verbreitung des Erythropterins auf den Flügeln von *Gonepteryx rhamni* erwähnt, deren Durchführung an anderer Stelle (BECKER und SCHÖPF 1936) ausführlich dargestellt wird. Diese Untersuchung, bei der die Mikroadsorption an Aluminiumoxyd verwandt wurde, hat ergeben, daß das Erythropterin beim *Männchen* nicht nur, wie zuerst vermutet wurde, im Discoidalfleck entwickelt ist, sondern auch auf der rein hellgelben Flügelfläche dem Xanthopterin beigemischt ist, wenn auch nur zu einem sehr geringen Prozentsatz. Beim *Weibchen* dagegen konnte Erythropterin nur im Discoidalfleck nachgewiesen werden. Zugleich ergibt sich aus dieser Untersuchung, daß bestimmte Zeichnungselemente, so hier der Discoidalfleck, sowohl in der Melanin- wie in der Pterinzeichnung eine Rolle spielen können. Denn der Discoidalfleck ist bei vielen Pieriden schwarz, und auch bei *Gonepteryx* sind in ihm melaninführende Schuppen entwickelt. Außerdem hebt er sich von der übrigen Flügelfläche deutlich durch den hohen Gehalt seiner Schuppen an Erythropterin ab. Es scheint also, als ob hier derselbe Vorgang auf dem Umweg über die Beeinflussung der Schuppenbildungszellen zwei ganz verschiedenartige Prozesse bestimmen könnte, indem er einmal die Determination bestimmter Zellen zur Melaninbildung und zweitens die Determination benachbarter Zellen zu verschiedenen Formen des Pterinstoffwechsels bewirkt.

c) Ord. Neuroptera.

In dieser Ordnung fallen die Arten der Gattung *Ascalaphus* aus der Fam. *Myrmeleontidae* (Ufam. *Ascalaphinae*) durch ihre schön gezeichneten Flügel auf, die bei flüchtiger Beobachtung den Flügeln von Lepidopteren so sehr ähneln, daß als deutsche Bezeichnung für diese Tiere der Name *Schmetterlinghaft* gebräuchlich ist. Die Grundfarbe ihrer glasartigen Flügelmembranen, die zwischen dem Flügelgeäder sichtbar wird, ist eine

schwach bräunliche Trübung. Diese verdichtet sich an bestimmten Stellen zu dunkelbraunen Flecken, die das eine Hauptelement der eigentlichen Zeichnung bilden. Den zweiten Bestandteil dieser Zeichnung stellt die *Pterinzeichnung* dar, die in Form bestimmter weißlichgelber Fleckmuster vor allem in den basalen Abschnitten der Flügel entwickelt ist. Die Dichte des Pigments in den einzelnen Flecken ist verschieden und bei den kleineren Flecken am geringsten. Das Muster dieser aus Grundfarbe, dunklen und hellen Flecken bestehenden schwarz-gelben Zeichnung ist für jede einzelne Art der Gattung verschieden und charakteristisch.

Auf Querschnitten durch die Flügel sieht man, daß der Farbstoff den schmalen Raum zwischen den beiden Lamellen der Flügelmembran völlig erfüllt, also in der Hypodermis abgelagert wurde, die diese Membran ausgeschieden hat. Ob die Hypodermis der oberen und der unteren Lamelle sich dabei verschieden verhält, konnte nicht festgestellt werden. Das optische Verhalten der Pigmentschicht ist das gleiche, das man bei *Vespa* beobachtet. Auch am Körper des Tieres, vor allem aber auf den Beinen, sind Flecken gelber Zeichnung entwickelt.

Die chemische Untersuchung des Pigments wurde bei zwei Arten, *A. libelluloides* SCH. und *A. macaronius* SCOP. var. *kolyvanensis* LXM. durchgeführt; sie ist an anderer Stelle (BECKER und SCHÖPF 1936) ausführlich dargestellt. *Xanthopterin* wurde dabei mit allen zur Verfügung stehenden Methoden einwandfrei nachgewiesen. Daneben wurde ein farbloser Körper kristallisiert erhalten, der nach seinen chemischen Eigenschaften mit *Allopterin* identisch sein dürfte.

Eine weitere Neuropteren-Gattung, die Pterinpigmente führt, wurde nicht gefunden.

d) Ordn. Rhynchotha.

Unter der großen Menge Wanzen und Cicaden, deren Pigmente auf Pterin untersucht wurden, konnte bis jetzt Pterin nur bei einer einzigen Art nachgewiesen werden. Es ist dies die schöne große chinesische Singeicade *Gaeana maculata* FBR. (Unter-Ordn. Homoptera; Fam. Cicadidae) aus Südostasien. Die Grundfarbe ihres Körpers ist ein sehr dunkles Braun, die Grundfarbe ihrer Flügel ist heller und nach der Spitze fast graubraun; die Adern sind dunkler braun gezeichnet. Diese düstere Färbung wird unterbrochen von hellen Flecken und Zeichnungen auf Rumpf und Flügeln. Die Lagebeziehungen der Flecken auf dem Kopf und dem Thorax konnten an den trockenen Sammlungsexemplaren nicht genau festgestellt werden; jedenfalls fanden sich bei dem untersuchten Stück darunter Hohlräume. Die gelben Zeichnungen des Abdomens sind auf die Hinterrandduplikaturen beschränkt, die an einigen Tergiten ausgebildet sind. Jeder Vorderflügel trägt 5, jeder Hinterflügel 2 gelbe Flecken, deren Farbstoff genau wie bei *Ascalaphus* in dem engen Raum zwischen den beiden Chitinlamellen des Flügels eingelagert ist. Ebenso

wie dort zeigt er auch die typischen optischen Eigenschaften des Pterin-pigments: schwach gefärbte Granula im durchfallenden Licht, im auffallenden ein leuchtendes Band und im Polarisationsmikroskop kleine aber deutliche pleochroitische Kristallite. Da diese Cicade zur Zeit sehr schwer zu beschaffen ist, stand zur chemischen Untersuchung nur ein Tier zur Verfügung, mit dem aber trotz der sehr geringen Farbstoffmenge der Nachweis von *Xanthopterin* eindeutig geführt werden konnte.

Der größere gelbe Fleck des einen Hinterflügels wurde im Spitzröhrchen mit 0,03 cem 2 n Schwefelsäure ausgezogen. Die Lösung war farblos und fluoreszierte unter der Analysenlampe dumpf rot. Der entsprechende Fleck des anderen Hinterflügels wurde mit einem Tropfen Salpetersäure 1 : 1 ausgezogen und auf dem Wasserbad eingedampft. Dabei wurde ein gelbroter Rückstand erhalten, der sich bei Betupfen mit Ammoniak purpurrot färbte. Alle übrigen gelben Flecken der Flügel wurden zusammen mit Ammoniak extrahiert und die Lösung im Exsikkator eingedunstet. Dieser Rückstand wurde mit 1 cem 0,01 % iger methanolischer Salzsäure verrieben und die erhaltene farblose Lösung im Mikroadsorptionsrohr durch Aluminiumoxyd gesaugt. Im obersten Teil der Säule waren Verunreinigungen adsorbiert, aber 5 mm unter der Oberfläche begann die 7 mm breite, im ultraviolettten Licht gelbgrün fluoreszierende Xanthopterinzone. Der beim Ausziehen mit der methanolischen Salzsäure hinterbliebene Rückstand wurde dann mit 0,5 cem n/250 wäßriger Salzsäure angerieben. Nach der Adsorption der dabei erhaltenen Lösung fluoreszierte die ganze Aluminiumoxydsäule, 2 mm unter der Oberfläche beginnend, bis unten hin hell gelbgrün.

Nach dem Ergebnis des eben dargestellten Untersuchungsgangs ist also *Xanthopterin* sicher nachgewiesen durch die Murexidreaktion, die Fluoreszenz in 20 % iger Schwefelsäure und das typische Adsorptionsverhalten.

Auch bei der bolivianischen Cicade *Tettigonia dilectula* (Fam. *Jassidae*) könnte Pterin entwickelt sein.

e) *Ordn. Diptera.*

Zur Untersuchung von Dipteren auf Vorhandensein von Pterin erschienen vor allem die Fälle von Wespenmimikry verlockend und aussichtsreich, die besonders in den Familien der Conopiden und Syrphiden so zahlreich sind.

Vor allem bei den *Conopidae* ist das Erscheinungsbild dem der Wespen außerordentlich ähnlich, da auch bei ihnen die gelbe Farbe im wesentlichen auf die gut entwickelten Hinterrandduplikaturen der Abdominalsegmente beschränkt ist. Doch ist in diesen keinerlei Pterin anzutreffen, und ihre gelbe Farbe beruht allein auf gelbem Chitin. Die Lokalisation von Zeichnungsmelanin folgt hier denselben Gesetzen wie bei *Vespa*, und damit ist auch die Zeichnung von denselben Faktoren bestimmt. Doch es fehlt dem Organismus die Fähigkeit, Pterin in solche Stellen der Hypodermis einzulagern, an denen die morphologischen Vorbedingungen dazu gegeben sind. Die Conopiden können danach mit denjenigen Ichneumoniden, Pompiliden und Sphegiden, die zwar gelbe oder rötliche Zeichnungen

haben, aber kein Pterinpigment einlagern können, zu einer Gruppe zusammengefaßt werden. Diese Gruppe ist dadurch gekennzeichnet, daß ihre schwarzen Zeichnungselemente durch dieselben morphologischen Beziehungen festgelegt werden wie die Elemente der Wespenzeichnung. Aber die hellen Teile des Zeichnungsmusters werden nicht durch Einlagerung eines Pigments hervorgehoben. Solche Zeichnungen können rein morphologisch als unvollkommene Vorläufer der Wespenzeichnung aufgefaßt werden.

Die mannigfachsten Beispiele von Hymenopterenmimikry bieten unter allen Dipteren die *Syrphidae*, deren Unterfamilien verschiedenen Bienen, Hummeln und Wespen ähnlich gezeichnet sind. Die Übereinstimmung der Arten, die Wespen imitieren, mit ihren Vorbildern ist jedoch nicht so groß wie bei den Conopiden, da bei den Syrphiden die hellen Elemente weniger auf Hinterrandduplikaturen, als auf Flecken und Querbinden über Tracheenblasen lokalisiert sind. Bei den meisten dieser Arten erkennt man auf den ersten Blick, daß ihre gesamte Zeichnung lediglich auf dem Gegensatz zwischen Zeichnungsmelanin und Grundfarbe beruht. Doch gibt es heimische Arten, bei denen neben tief schwarzem Melanin auch leuchtend zitronengelbe Binden entwickelt sind, wie z. B. *Sphaerophoria scripta* L., *Chrysotoxum bicinctum* L. und *Syrphus ribesii* L. Doch ist bei diesen drei Arten in der Hypodermis keinerlei kristallines Pigment zu finden, und sie verlieren die gelbe Farbe ihrer Ringe schon völlig bei der Aufbewahrung in Alkohol, der sich tief gelb färbt. Öffnet man ein frisches Tier, so zeigt sich, daß alle Gewebe des Körperinnern mit einem leuchtend gelben Farbstoff völlig durchtränkt sind, der an ungefärbten Stellen der Cuticula nach außen durchscheint und dadurch ein Pigment vortäuscht. Etwas anders liegen die Verhältnisse bei *Xanthogramma ornatum* MEIG., einer Art, die ebenfalls eine auffällige schwarz-gelbe Wespenzeichnung besitzt. Zwar ist auch bei ihr der gelbe Körperfarbstoff vorhanden, doch liegt außerdem in der Hypodermis da, wo sich die gelben Anteile der Zeichnung befinden, ein fein kristallines gelbes Pigment, das in Alkohol und Äther unlöslich ist, aber von $n/2$ Ammoniak ausgezogen wird. Doch ließ sich durch Adsorption an Aluminiumoxyd Xanthopterin nicht nachweisen, und da zur Untersuchung insgesamt nur zwei Tiere zur Verfügung standen, war eine präparative Aufarbeitung nicht möglich. Über die Natur dieses gelben Pigments läßt sich also noch nichts sagen.

Neben Syrphiden mit schwarz-gelber gibt es auch solche mit schwarz-weißer Zeichnung, und unter diesen schien vor allem *Lasiopticus pyrastris* L. wegen der Größe ihrer hellen Flecken, in die ein silbrig weißes Pigment eingelagert ist, zur Untersuchung geeignet. Die Lokalisation dieses Pigments ist sehr ähnlich der Lokalisation von Pterinpigment. Am Kopf findet es sich in der Hypodermis unter den Wangen und in den seitlichen Teilen der Stirn, unter denen unmittelbar große luftgefüllte Räume liegen. Am Thorax ist es nur im Halterenknopf zu finden. Auf

dem Abdomen ist auf dem zweiten Tergiten seitlich ein Paar ei- oder bohnenförmiger, auf dem dritten und vierten Tergiten je ein Paar hantelförmiger weißer Spiegelflecke entwickelt. Außerdem führen die Hinterländer der Tergite 4, 5, 6 und 7 in schwach entwickelten Duplikaturen das weiße Pigment. Auf den Sterniten ist das Pigment vor allem an ihren Rändern, aber auch weiter nach der Mitte zu als zarter Kristallschleier eingelagert. Es liegt als dünne Schicht regellos gelagerter Kriställchen in der Hypodermis und bewirkt so durch Reflexion ähnlich wie das Guanin in den Fischschuppen usw., den silbrigweißen Glanz, der besonders in den Spiegelflecken des Abdomens gut zur Wirkung kommt. Die optischen Eigenschaften der feinen Kriställchen sind gleichfalls denen des Pterinpigments sehr ähnlich. Eine Erklärung der Form der Spiegelflecke, die wie die Flecke bei anderen Syrphiden Beziehungen zu unterliegenden Tracheen erkennen lassen, kann auf Grund der nur kurzen Untersuchung nicht gegeben werden. Die chemische Untersuchung ist an anderer Stelle (BECKER und SCHÖPF 1936) ausführlich dargestellt. Es wurde dabei ein farbloser, in schönen Plättchen kristallisierter Körper erhalten, der nach seinen chemischen Eigenschaften in die Purin- bzw. Pteringruppe gehört. Er ist dem neuen kristallisierten Pterin aus *Ascalaphus* (*Allopterin*) sehr ähnlich und gehört vielleicht mit diesem zusammen zu einer Pteringruppe.

In der Fam. *Tipulidae* gibt es eine heimische Art, *Pachyrrhina crocata* L., die neben kleineren gelben Flecken, die auf dem Thorax über Hohlräumen liegen, vor allem auf dem Abdomen auffallende gelbe Querbänder trägt, so daß sie aus einiger Entfernung gewissen Ichneumoniden ähnlich sieht. Diese breiten gelben Binden, beim Männchen auf dem dritten bis fünften Ring, beim Weibchen auf dem dritten bis sechsten Ring, liegen über Hohlräumen, die im vorderen Teil des Abdomens entwickelt sind. Beim Männchen finden sich noch auf dem sechsten Tergit, beim Weibchen auf dem siebenten und achten Tergit seitliche gelbe Flecke. Auch in diesen gelben Zeichnungen wurde zunächst Xanthopterin vermutet. Doch zeigte schon die mikroskopische Untersuchung, daß die gelbe Farbe ganz auf die homogen gelb gefärbte Cuticula beschränkt ist. Darunter liegt allerdings in der Hypodermis an vielen Stellen eine feinkristalline Substanz, die da, wo sie entwickelt ist, die Wirkung der gelben Cuticularfarbe durch Reflexion steigert.

Auch bei der chemischen Bearbeitung wurde in der Hypodermis kein gelbes Pigment gefunden. Die Kristalle, die darin liegen, lösten sich verhältnismäßig schwer in Ammoniak. Der Trockenrückstand der ammoniakalischen Extrakte aus den Integumenten von etwa 70 Tieren wurde in 0,1 ccm n/10-Natronlauge aufgenommen und dabei eine gelbliche, im ultravioletten Licht fast nicht fluoreszierende Lösung erhalten. Diese wurde auf dem siedenden Wasserbad mit 0,1 ccm 2 n-Salzsäure versetzt, worauf sie sich sofort trübte und bald wetzsteinförmige Kristalle ausschied. Diese wurden nach dem Erkalten abzentrifugiert, gewaschen und in 0,075 ccm 1 n-Soda bei 100° gelöst. Die farblose Lösung, die auch unter der Quarzlampe nicht fluoreszierte, schied nach dem Erkalten langsam ein farbloses

Natriumsalz in feinen Nadelchen aus. Eine Lösung dieser Nadelchen reduzierte ammoniakalische Silbernitratlösung in der Kälte sofort. Aus dem Rest der Lösung des Natriumsalzes wurden durch Ansäuern mit Salzsäure wieder die Kristalle der freien Verbindung erhalten. Diese verhielten sich bei der Murexidreaktion genau wie Harnsäure, die im Parallelversuch geprüft wurde.

Nach diesem Verhalten bei der Murexidreaktion, der Kristallisation aus warmer Salzsäure, der Bildung der farblosen Nadeln des Natriumsalzes, dem Fehlen jeglicher Fluoreszenz der schwach alkalischen Lösungen und der geringen Löslichkeit in Ammoniak scheint die Annahme berechtigt, daß die Kristalle in der Hypodermis von *Pachyrrhina* aus *Harnsäure* bestehen. Doch ist eine solche Ablagerungsweise, wie sie hier angetroffen wird, für Harnsäure untypisch, da Harnsäure sonst immer an Orten starken Stoffwechsels abgelagert wird (vgl. Abschnitt F 3 b).

f) Ordn. Odonata.

Bei vielen Libellen trifft man ein zitronengelbes Pigment, das in seiner Lokalisation und seinem makroskopischen Aussehen stark an Pterin erinnert. Bei einigen Arten der Fam. *Aeschnidae*, so z. B. bei *Gomphus vulgatissimus* L., *Cordulegaster bidentatus* SELYS und *C. annulatus* LATR. ist es neben schwarzem Melanin das einzige Pigment, so daß eine auffällige schwarz-gelbe Zeichnung des ganzen Tieres entsteht. Bei anderen Arten, auch bei solchen der Fam. *Libellulidae* und *Agrionidae*, ist das gelbe Pigment nur an bestimmten kleineren Stellen des Integuments entwickelt, während die Mehrzahl der Stellen, die bei *Gomphus* und *Cordulegaster* gelb sind, vor allem bei den Aeschniden und Agrioniden von dem bekannten blauen oder grünen Pigment eingenommen werden, das beim frischen Tier schön emailleartig durch die Cuticula durchschimmert. Die Ablagerung sowohl des gelben als auch des grünen und blauen Pigments in der Hypodermis ist gleichfalls sehr ähnlich der Ablagerung von Pterin; gegen das Körperinnere werden diese Pigmente jedoch von einer Schicht tief dunkelbrauner Pigmentgranula überdeckt, so daß sie nach innen hin optisch isoliert und dadurch immer im auffallenden Licht vor einem dunklen Hintergrund erscheinen. Bei mikroskopischer Betrachtung des gelben Pigments ergibt sich, daß es nur ganz schwache Andeutungen äußerst fein kristalliner Struktur zeigt und sich dadurch deutlich von *Pterin* unterscheidet. Dieser Befund wurde durch die chemische Untersuchung bestätigt. Es ergab sich bei allen Untersuchungsmethoden keinerlei Bedeutung für die Anwesenheit von Xanthopterin, obwohl die Löslichkeitseigenschaften des Pigments denen des Xanthopterins ähnlich sind und auch schwache Murexidreaktion erhalten wurde.

Das grüne und das blaue Pigment erscheinen auf Schnitten in der Durchsicht schwach bräunlichgelb, genau so wie das gelbe. Im polarisierten Licht ist nur ein ganz schwaches Aufleuchten gerade erkennbar, sie sind also ebenso wie das gelbe Pigment nicht deutlich kristallin. Erst bei Auflicht im Dunkelfeld ist die grüne oder blaue Farbe wieder erkennbar und bleibt auch beim Balsampräparat erhalten.

Löst man die Pigmente in verdünntem Ammoniak, so erhält man eine Lösung, in der keinerlei grüner oder blauer Farbstoff nachgewiesen werden kann. Demnach können diese Farben nicht auf Farbstoffe zurückgeführt werden, sondern sind *physikalischer* Natur. Das Odonatenpigment ist in allen seinen morphologischen und optischen Eigenschaften dem blauen Pigment von *Phelsuma* (*Reptilia*, *Geckonidae*), das von SCHMIDT (1912) eingehend beschrieben ist, außerordentlich ähnlich. Es ist wie dieses ein *Strukturpigment*, d. h. seine Farbwirkung ist an die submikroskopische Feinstruktur des als Pigment abgelagerten, an sich farblosen oder farbschwachen Körpers gebunden. Über die Chemie dieses Pigments kann bis jetzt nur gesagt werden, daß es kein Guanin ist, wie das entsprechende Reptilienpigment, da es sich in verdünntem Ammoniak gut löst; seine Zugehörigkeit zur Purin-Pteringruppe scheint aber doch wahrscheinlich zu sein.

Ich hoffe nach Beschaffung größerer Materialmengen ausführlicher über dieses interessante Pigment berichten zu können.

g) Ordn. Orthoptera.

Bei Orthopteren ist mir kein Pigment bekannt, das seiner Lokalisation nach Pterin sein könnte. Zwar gibt FABRE (1863) in seiner Untersuchung über die Uratausscheidung des Fettkörpers an, er habe bei verschiedenen Orthopteren, z. B. bei *Ephippigera vitium* SERV., neben Harnsäure ein gelbes Pigment der Purinreihe gefunden. Doch CUÉNOT (1895) widerspricht dieser Angabe. Nach meinen eigenen Beobachtungen scheint bei *Acridiiden* alles gelbe Pigment in Alkohol und Äther löslich zu sein, ist also wohl Carotinoid; im Fettkörper dagegen kann man mit Hilfe der Murexidreaktion immer Purin, wohl Harnsäure, nachzuweisen. Bei *Tettigoniiden* jedoch, z. B. bei *Platycleis* (*Metrioptera*) *roeseli* HGB., findet sich in der Hypodermis gelbes und weißes Pigment, das in organischen Lösungsmitteln unlöslich ist und auch ähnlich den Pterinen kristallisiert ist. Doch ist seine Lokalisation für Pterin ganz und gar untypisch, denn es findet sich überall und über jedem Gewebe in der Hypodermis und ist an den braunen Stellen nur deshalb nicht sichtbar, weil es dort von braunem Pigment überdeckt ist. Die chemische Untersuchung ergab deutliche Murexidreaktion; doch ist es unmöglich, die Integumente von den letzten Resten des Fettkörpers zu befreien, so daß die Murexidreaktion auch durch dessen Harnsäuregehalt erklärt werden kann. Die Löslichkeitsverhältnisse und die blaue Fluoreszenz der sodaalkalischen Lösungen des kristallinen Körpers aus der Hypodermis sprechen allerdings nicht gegen seine Zugehörigkeit zur Purin- oder Pteringruppe. Nach dem Adsorptionsverhalten ist das gelbe Pigment jedoch mit Xanthopterin oder einem der übrigen bekannten gelben Pterine bestimmt nicht identisch. Die Entscheidung über die Natur dieses Pigments muß einer genauen Spezialuntersuchung vorbehalten bleiben.

h) Ordn. Coleoptera.

Bei den Käfern gibt es eine große Zahl von Arten mit weißen oder gelben Zeichnungen, die dem unbewaffneten Auge als Pterinzeichnungen erscheinen könnten. Doch hat sich gezeigt, daß Weiß immer als optische Farbe aufzufassen ist und entweder durch einen dichten Filz feinsten Härchen oder durch völlig farb- und inhaltslose Schuppen verursacht wird. Dies ist auch bei den Scarabaeiden (*Arthia punctata*, *Graphipterus serrator*) der Fall, bei denen TOWER (1903) weißes Pigment in den Schuppen beobachtet haben will. Gelbe Zeichnungen sind immer auf diffuse Gelbfärbung des Chitins zurückzuführen, auch dann, wenn die Farbe auf Schuppen oder Haare beschränkt ist.

3. Rückblick über die Verbreitung des Pterinpigments.

Wie aus den vorstehenden Einzeldarstellungen hervorgeht, hat sich bei der Untersuchung der einzelnen Insektenordnungen Pterinpigment nur bei den vier Ordnungen der *Hymenoptera*, *Lepidoptera*, *Neuroptera* und *Rhynchota* sicher nachweisen lassen und ist vielleicht auch bei *Dipteren* vorhanden, während bei Orthopteren vielleicht verwandte Stoffe, aber bestimmt keine echten Pterine vorkommen. Ob sich darüber hinaus noch bei einer der anderen Ordnungen Pterinpigment wird auffinden lassen, erscheint mir nach den Erfahrungen bei meiner Suche zweifelhaft. Sein Vorkommen erscheint also auf den ersten Blick etwas vereinzelt und auf bestimmte, in sich geschlossene systematische Gruppen beschränkt. Daraus könnte der Schluß gezogen werden, daß das Pterinpigment da, wo es auftritt, nur ein zufälliges Stoffwechselprodukt sei und keinerlei allgemeine Bedeutung besitze. Doch wird diese Auffassung schon dadurch widerlegt, daß die vier großen Ordnungen, in denen es bestimmt nachgewiesen ist, nicht in einem näheren verwandtschaftlichen Verhältnis zueinander stehen.

Es ist nicht wahrscheinlich, daß eine so eigenartige und abgeschlossene Klasse von komplizierten Naturstoffen bei vier weit auseinanderstehenden Insektenordnungen, und innerhalb dieser Ordnungen meist nur bei einer Familie, gebildet werden kann, ohne daß ihre unmittelbaren Vorstufen auch bei den anderen Ordnungen und bei nahe verwandten Familien vorhanden wären. Die *Vorstufen* des Pterinpigments dürften vielmehr bei *allen Insekten* vorhanden sein und nur das Zusammenspiel zwischen den lokalen Bedingungen in der Hypodermis und der allgemeinen Steuerung des Stoffwechsels, das zur Ablagerung als *Pigment* nötig ist, wird nur bei gewissen Ordnungen und Familien verwirklicht. Daß die Pterinkörper viel weiter verbreitet sind, als ihr Vorkommen als Pigment das vermuten läßt, wird ja durch ihren Nachweis im Wirbeltierharn und in Wirbeltierorganen und durch ihre Bedeutung als Ergänzungsstoff für den jungen Säugerorganismus bewiesen. Nach dieser Entdeckung scheint die Annahme berechtigt, daß das Vorkommen der Pterine überall im Tierreich zu erwarten ist.

An dieser Stelle muß noch auf eine Beobachtung hingewiesen werden, die bisher noch nicht ausdrücklich betont wurde. Bei allen Insekten, bei denen Pterin als Pigment angetroffen wurde, ist es nur bei den *Imagines* als Pigment entwickelt, und bisher in keinem Fall bei einer Larve oder als Puppenpigment nachgewiesen worden. In diesem Zusammenhang muß weiterhin festgestellt werden, daß Pterin bisher nur in einem einzigen Fall, bei *Gaeana*, bei einem hemimetabolen Insekt nachgewiesen werden konnte, und auch bei diesem nur beim Volltier. Demnach scheint Pterin nur nach völliger Beendigung der Metamorphose, in der es u. U. eine Rolle spielen könnte, zur Ablagerung zur Verfügung zu stehen.

Die Bedeutung des Pterinpigments für die Färbung und Zeichnung der einzelnen Ordnungen, bei denen es vorkommt, ist verschieden. Am größten ist sie für die *Hymenopteren*, als deren typische Zeichnung die *Wespenzeichnung* im weiteren Sinne aufgefaßt werden kann, die auf der Kontrastfärbung Schwarz-Gelb beruht, und die fast überall so schön die Abhängigkeit ihrer beiden Elemente von dem Gesamtbau des Insektenkörpers zeigt. Pterin ist bei der Mehrzahl der Hymenopterenfamilien, insbesondere bei den größeren Familien der Apocriten, entwickelt und ist anscheinend neben dem Melanin das einzige Pigment, das den Hymenopteren zur Verfügung steht.

Für die Färbung und Zeichnung der *Lepidopteren* als Gesamtheit hat Pterin dagegen nur eine viel geringere Bedeutung, da es anscheinend nur bei der einen Familie der Pieriden vorhanden ist, wenn es auch bei dieser Familie seine höchste Entwicklung und Differenzierung erreicht. Noch weiter tritt das Pterinpigment zurück bei den *Neuropteren* und bei den *Rhynchoten*, bei denen es für den Gesamtcharakter der Färbung und Zeichnung der ganzen Ordnungen nur eine geringe Rolle spielt.

Lokalisation, Lagerung und optisches Verhalten des Pterinpigments sind bei allen untersuchten Insekten gleich, so daß die bei *Vespa* gefundenen *Gesetzmäßigkeiten* überall bestätigt sind, wo bisher Pterin als Pigment angetroffen wurde.

Bei den *Odonaten* sind gelbe, grüne und blaue Strukturpigmente in der Hypodermis entwickelt, deren topographische Beziehungen zu den Organen des Körperinnern denen der Pterine ähnlich sind; die als Pigment wirksamen Substanzen scheinen chemisch den Pterin- und Purinkörpern nahestehen.

Nur in einem einzigen Falle, bei der Tipulide *Pachyrrhina crocata*, wurde bisher in der Hypodermis eines Insekts an Orten, deren topographische Beziehungen eigentlich die Ablagerung von Pterin vermuten ließen, eine Substanz angetroffen, die sich nicht von *Harnsäure* unterscheiden ließ.

E. Physiologie der Wespenzeichnung und des Zeichnungsmelanins.

1. Die Bedeutung der einzelnen Pigmente für die Wespenzeichnung.

a) Das Zeichnungsmuster als Ergebnis der Melaninlokalisierung.

Die einzelnen Pigmente der Wespen haben für das Zustandekommen und die Wirkung der Zeichnung verschiedene Bedeutung. Bei der Besprechung der Ontogenie der Zeichnung wurde gezeigt, daß beim Schlüpfen des Tieres noch kein Pterin zu sehen, das Zeichnungsmuster aber bereits ausgebildet ist, da das Zeichnungsmelanin die ihm zukommenden Flächen schon völlig bedeckt. Die frisch geschlüpfte Wespe besitzt also ein *vollständiges Zeichnungsmuster*, das in gleicher Weise gegliedert ist wie das des ausgefärbten Tieres, aber lediglich den schwachen Kontrast zwischen dem

schwarzen Melanin der *Zeichnung* und dem bräunlichen Melanin der *Grundfarbe* zeigt. Das Zeichnungsmuster ist allein durch die Lokalisation des Zeichnungsmelanins vollkommen bestimmt, die auffällige *Wirkung* der vollen Zeichnung ist damit allerdings noch nicht erreicht.

Derartige Zeichnungen sind bei den Hymenopteren weit verbreitet. Besonders bei Betrachtung pterinfreier oder pterinarmer Verwandter von solchen Formen, die reichlich Pterin entwickelt haben, wird die alleinige Bedeutung der Melaninlokalisierung für die Ausbildung der Zeichnungsmuster klar. Beispiele dafür sind häufig bei Ichneumoniden, Pompiliden und Sphegiden. Bei *Amblyteles amatorius* hat das gelbe Pterin nur geringen Anteil an der Farbwirkung der gelben Zeichnungselemente, so daß die Zeichnung als solche fast allein auf dem Kontrast zwischen der schwarzen Melaninzeichnung und dem nur schwach gefärbten Chitin über den Tracheensäcken beruht. Die roten Abdominalzeichnungen von *Pompilus viaticus* und *Salius fuscus* unterscheiden sich äußerlich nur sehr wenig, obwohl *P. viaticus* Pterin in der Hypodermis führt und *S. fuscus* nicht. Bei beiden ist der Gegensatz zwischen schwarzem und rotem Melanin ausschlaggebend für das Zeichnungsmuster. Auch die Zeichnungen der *Conopiden* sind Beispiele für solche pterinfreien Zeichnungen, die allein durch die Melaninlokalisierung bestimmt werden.

Zeichnungen, die wie die eben beschriebenen allein auf dem Gegensatz vom Zeichnungsmelanin zu einer bräunlichen oder roten Melaningrundfarbe beruhen, sind nach der Ansicht BIEDERMANNs (1914) als der *primitivste* Zeichnungstyp der Insekten anzusehen.

b) Die Bedeutung des Pterinpigments.

Wird in eine derartige ursprüngliche Zeichnung, die aus farbschwacher Grundfarbe und Melaninzeichnung besteht, *Pterin* eingelagert, so wird an ihren Grundzügen und an der Begrenzung der Einzelelemente nichts geändert. Die Wirkung des Pterinpigments besteht lediglich in einer Verstärkung der Farbwirkung der hellen Elemente und damit in einer Erhöhung des Farbkontrastes zwischen den beiden Bestandteilen der Zeichnung. Das Pterinpigment ergänzt die Zeichnung zur wirksameren *Vollzeichnung*, wobei es, wie weiter oben gezeigt wurde, noch durch die Reflektorwirkung der darunterliegenden Lufträume unterstützt wird. Für das Pterinpigment und andere Pigmente, die in tierischen Zeichnungsmustern eine ähnliche zusätzliche Rolle spielen, sei die Bezeichnung *Ergänzungspigment* vorgeschlagen. Diese Bezeichnung wird nicht nur der Bedeutung gerecht, die dem Pterin im Verhältnis zu den anderen Elementen des Zeichnungsmusters und für die Wirksamkeit der Zeichnung zukommt, sondern paßt auch auf den Zeitpunkt seines Erscheinens in der Ontogenie, vielleicht auch auf die phylogenetische Entwicklung der Pterinzeichnungen.

Wir haben demnach in der Wespenzeichnung mit drei verschiedenen Komponenten zu rechnen. Das ist erstens die *Grundfarbe*, zweitens das

Zeichnungspigment und drittens das *Ergänzungspigment*. Jede dieser drei Komponenten ist von besonderen Faktoren abhängig und daher bei einer Analyse der Zeichnung und ihrer Grundlagen möglichst gesondert zu behandeln. Für eine Untersuchung der die Grundfarbe bedingenden Faktoren fehlen noch die Methoden; im folgenden kann daher nur versucht werden, einige der Bedingungen für Bildung und Lagerung des Zeichnungsmelanins und des als Ergänzungspigment eingelagerten Pterins zu analysieren.

2. Beiträge zur Physiologie des Zeichnungsmelanins.

a) Die chemische Natur des Wespenmelanins.

Der Stand der Melaninfrage, der vor etwa 10 Jahren erreicht war, ist von der chemischen und, soweit er die Insekten betrifft, auch von der physiologischen Seite von HENKE (1924) ausführlich zusammengestellt worden. An derselben Stelle ist auch gezeigt, welche ungelösten Fragen die Probleme der Melaninbildung und Melaninlokalisierung bei den Insekten noch stellen. Inzwischen haben die Arbeiten der Schule von RAPER die ersten Stufen der Melaninbildung, soweit sie unter Beteiligung der Tyrosinase vor sich gehen, chemisch weitgehend geklärt und damit auch für physiologische Betrachtungen eine bessere Grundlage gegeben. Eine Besprechung dieser Arbeiten ist hier unmöglich; es sei deshalb auf die gute Zusammenfassung RAPERs (1932) verwiesen.

Wir wissen, daß nicht nur Tyrosin und sein erstes Oxydationsprodukt Dopa, sondern noch eine ganze Reihe anderer verwandter Stoffe unter der Einwirkung von Tyrosinase und Sauerstoff in Melaninkörper überführt werden. Andererseits haben die natürlichen Melanine verschiedener Herkunft etwas verschiedene Löslichkeitseigenschaften und Zusammensetzung. Deshalb dürfen wir die Bezeichnung „Melanin“ nur als *Gruppenbezeichnung* werten. Wir haben unter „Melanin“ eine Gruppe schwarzer, schwarzbrauner oder rotbrauner Pigmente zu verstehen, die in ihrer Zusammensetzung, ihrer Entstehung und ihrem physiologischen Verhalten einander sehr ähnlich, aber nicht unbedingt gleich sind.

Das schwarze Pigment von *Vespa* stimmt in seiner Entstehung und in seinem physiologischen Verhalten mit den bekannten Eigenschaften des Insektenmelanins überein. Den exakten Beweis für seine Zugehörigkeit zur Melaningruppe brachte die chemische Untersuchung. Als Rückstand der Pterinextraktion aus Wespen (SCHÖPF und BECKER 1933) stand zur chemischen Untersuchung des Melanins eine größere Menge melaninführender Wespenintegumente zur Verfügung, die von Pterinen und Gewebsresten frei waren. Aus diesem Material wurde das Melanin in Anlehnung an eine Methode von HEINLEIN (1924) mit Alkali ausgezogen und durch Umfällen gereinigt, so daß es analysiert werden konnte.

Zum direkten Vergleich sind unten mit den Werten, die bei der Analyse des Wespenmelanins erhalten wurden, die Analysen anderer natürlicher Melanine zusammengestellt. Es sind die Analysen von *Melolontha*-Melanin (ISHIZAKA 1907), von *Sepia*-Melanin (PIETTRE¹) und von Melanin aus melanotischen Sarkomen

¹ PIETTRE: C. r. Acad. Sci. Paris 153, 1037 (1911).

(HEINLEIN 1924). Das Sarkomelanin war etwa auf dem gleichen Weg wie das Wespenmelanin isoliert worden.

Wespenmelanin	C 57,87	H 4,93	N 12,23 (KJELDAHL)	S 0,66
	„ 57,72	„ 5,40	„ 12,16 (DUMAS)	
<i>Melolontha</i> -Melanin . .	„ 52,04	„ 5,53	„ 10,99	„ 1,82
<i>Sepia</i> -Melanin	„ 58,0	„ 3,43	„ 11,29	„ 0,42
Sarkomelanin	„ 56,3	„ 5,7	„ 9,4	

Das schwarze Pigment von *Vespa* ist nach dem Ergebnis seiner Analyse also auch seiner elementaren Zusammensetzung nach ein echtes Melanin.

Das einzige bisher aus Insekten präparativ dargestellte Melanin, das Melanin von *Melolontha*, das allerdings auch auf einem ganz anderen Wege gewonnen worden war, gab im Kohlenstoff Werte, die von den Werten für Wespenmelanin stark abweichen. Es ist aber seinen chemischen Eigenschaften nach dennoch als echtes Melanin anzusehen.

b) Die Beziehungen der Melaninlokalisation zu Strukturen des Wespenkörpers.

Auf den Zusammenhang zwischen der Melaninzeichnung auf der Cuticula und der Insertion der Muskeln am Integument hat als erster TOWER (1903) hingewiesen, der die Zeichnung von Käfern untersuchte. Dieser Zusammenhang ist bei der Untersuchung der Rumpfzeichnungen von Arthropoden immer wieder bestätigt worden. Auch ENTEMAN (1904) hat, wie bereits erwähnt, bei *Polistes* die Abhängigkeit wesentlicher Teile der Melaninzeichnung von Muskelansätzen klar erkannt. Eine weitere Bestätigung dieser Zusammenhänge für eine Hymenopterenart bringt die Arbeit von SCHLOTTKE (1926) über *Habrobracon*.

Schon bei der Beschreibung der Wespenzeichnung wurde darauf hingewiesen, daß die Kopfschildzeichnung, die schwarzen Seitenzapfen auf den einzelnen Abdominalsegmenten, die Zeichnungen der Beine und die schwarze Farbe des Thorax, also wesentliche Teile der Melaninzeichnung von *Vespa*, von Muskelansätzen bestimmt sind. Auch in der Ontogenie der Wespenzeichnung tritt diese Abhängigkeit deutlich hervor. Das Auftreten von Melanin über Muskelansätzen wird heute allgemein als eine *Gesetzmäßigkeit* betrachtet, die für die meisten Insektenrumpfzeichnungen große Bedeutung hat. Sie ist auch für *Vespa* gültig.

Eine auffällige *Ausnahme* von dieser Regel ist bereits erwähnt worden. Bei hellen Tieren von *V. germanica* und von *V. media*, die auch auf dem Abdomen nur eine geringere Melaninentwicklung zeigen, ist der Ansatz des M. flexor tarsi nicht mehr, wie bei anderen Wespen, als schwarzer Fleck auf der Tibia zu erkennen. Er ist bei diesen Tieren genau so wie die übrige Tibia völlig von Pterin überdeckt. Eine Deutung dieses Ausfalls der Melaninzeichnung wird weiter unten versucht.

Bei Betrachtung der Zeichnung einer ausgefärbten Wespe fällt auf, daß auf dem Abdomen die Melaninzeichnung viel größere Flächen einnimmt als sie den Muskelansatzflächen und Verstärkungsleisten entsprechen (Abb. 6, 8). Die Melaninzeichnung tritt zwar in der Ontogenie über den Muskelansatzflächen und Verstärkungsleisten sehr früh auf,

breitet sich aber später viel weiter aus, so daß im Normalfall die ganzen Tergite und Sternite mit Ausnahme der Duplikaturen schwarz werden. Auch diese Anteile der *Melaninzeichnung*, die auf den vorderen Abschnitten der Tergite und Sternite *außerhalb der Muskelansatzflächen* und Verstärkungsleisten entwickelt sind, zeigen Beziehungen zu Organen des Körperinnern. Schon bei Beschreibung der Wespenzeichnung wurde hervorgehoben, daß an diesen Stellen der Melaninzeichnung *Fettkörpergewebe* und *Pericardialzellen* direkt an die Hypodermis heranreichen. Wo sich aber die zu Tracheenblasen erweiterten dorsalen Tracheenäste der Hypodermis stark nähern oder sich ihr unmittelbar anlegen, ist bei hellen Tieren an Stelle von Melanin Pterin entwickelt.

Sogar auf die Duplikaturen greift die Melaninzeichnung über in Gestalt der schwarzen *Mittelkeile*, die auch in der Entwicklung, vor allem auf den Tergiten, sehr früh auftreten (Abb. 9a). Geht man den topographischen Beziehungen dieser Keile nach, so erkennt man, daß ihre Basis sich gerade da befindet, wo die schmalen Duplikaturhohlräume in die großen Bluträume des Abdomens übergehen. Vor allem auf den Tergiten ist die Beziehung zum Pericardialsinus ohne weiteres erkennbar. Am besten ausgebildet sind die Keile immer im vorderen Teil des Abdomens, wo die Blutbewegung intensiver ist als hinten.

c) *Die Abhängigkeit der Melaninbildung von physiologischen Faktoren.*

α) *Die Beziehungen der Melaninlokalisation zu lokalen Steigerungen der Stoffwechselintensität.*

Die im vorigen Abschnitt zusammengestellten topographischen Beziehungen zwischen der Melaninzeichnung und inneren Strukturen des Wespenkörpers lassen sich physiologisch deuten und dabei auf einen gemeinsamen Nenner bringen. Es ergibt sich nämlich, daß die Melaninzeichnung von *Vespa* von der *Intensität* des Stoffwechsels abhängig ist, der in den einzelnen Abschnitten der Hypodermis und in solchen Geweben vor sich geht, die mit der Hypodermis in unmittelbarer Berührung stehen.

Zur Erklärung der Pigmentlokalisation über den Muskelansätzen ist die Annahme gemacht worden, daß bei der Muskelbildung besonders energische Stoffwechselvorgänge ablaufen. Dabei sollen durch Abbau aromatischer Eiweißbausteine Phenolkörper entstehen, die für den Organismus giftig sind und deshalb teilweise in der direkt angrenzenden Hypodermis in unlöslicher und indifferenter Form als Melanin festgelegt und so entgiftet werden. Das Muskelansatzpigment wurde demgemäß als *Abbaupigment* bezeichnet. Nun ist durch die topographischen Zusammenhänge zwischen Muskeln und Zeichnung zwar bewiesen, daß die Vorgänge bei der Muskelentwicklung tatsächlich einen sehr starken Einfluß auf die Melaninlokalisation haben, der wahrscheinlich auf die beson-

dere Intensität des Stoffwechsels am Ort der Muskelentwicklung zurückgeführt werden muß. Aber es wird sich unten zeigen, daß die Erklärung des Muskelansatzpigments als Abbaupigment, die von vielen Autoren als richtig angesehen wird, in der oben skizzierten Fassung nicht richtig sein kann.

Die Bildung des Muskelansatzpigments läßt sich nämlich nur unter einer Voraussetzung zusammen mit den übrigen Formen der Melaninlokalisation durch ein *einheitliches* Prinzip erklären. Das ist die Annahme, daß die Produkte eines gesteigerten Stoffwechsels primär nur als *Reize* auf die Hypodermiszellen wirken können, und daß die Chromogenaufnahme und die Bildung der Melaninvorstufen eine selbständige Leistung der durch diese Reize in ihrem Stoffwechselverhalten determinierten Hypodermiszelle ist.

Die frühzeitige und starke Melanineinlagerung in dicke Chitinstücke, die oft mechanisch stark beansprucht werden, wird meist als Festigungspigment gedeutet. Von einigen Forschern ist sogar das Muskelansatzpigment (vgl. die Zusammenstellung bei HENKE, 1924, S. 305) als Festigungs- oder Härtungspigment aufgefaßt worden. Da Ausfärbung und Erhärtung des Chitins im Experiment oft durch dieselben Bedingungen, z. B. durch Sauerstoffentzug, aufgehalten werden, wurde ein naher Zusammenhang zwischen beiden Prozessen angenommen.

Aber die spärlichen Versuche zu einer experimentellen Nachprüfung dieser Annahme haben bisher *keine* Anhaltspunkte zu einer Verbesserung der Festigkeit des Chitins durch eine Melanineinlagerung erbracht. Sie scheint auch nach folgenden Überlegungen nicht wahrscheinlich zu sein. Das Melanin läßt sich bei Wahl der richtigen Reagenzien so aus dem Chitin herauslösen oder in ihm zerstören, daß die Struktur des Chitins nicht geändert wird (vgl. КОЧ, 1932); alle Autoren sehen in dieser Depigmentierung einen Lösungsvorgang, der gewissermaßen ein Gemisch zweier Stoffe trennt, höchstens die Trennung einer lockeren Additions- oder Adsorptionsverbindung sein kann, und nicht eine Spaltung einer etwa vorliegenden echten chemischen Verbindung zwischen Chitin und Pigment ist. Demnach muß die Festigkeit und Härte des pigmentierten Chitins, falls nicht noch andere Inkruste in das Chitin eingelagert sind, sich additiv aus den Eigenschaften dieser beiden Gemischkomponenten zusammensetzen; denn nur bei Bildung einer neuen chemischen Verbindung könnten wir neue mechanische Eigenschaften oder wesentliche Verbesserungen schon vorhandener Eigenschaften des Chitins und des Melanins erwarten. Das Melanin ist aber in wässrigem Medium eine feinflockige, kolloide Substanz und trocken ein feines, weiches Pulver, das keinerlei Härte oder Bindekraft besitzt, wie ein großer Teil der im Chitin nachgewiesenen anorganischen Inkruste. Von der Einlagerung einer solchen Substanz kann man keine Verbesserung der Festigkeitseigenschaften des Chitins erwarten. Zudem ist gezeigt worden, daß die

Einlagerung von Inkrusten in das Chitin nicht unbedingt mit einer Pigmentierung verbunden sein muß (vgl. SCHULZE 1922, KOCH 1932).

Auch die Deutung des Muskelansatzpigments als Härtungspigment ist nicht einleuchtend, wenn man die *statischen* Verhältnisse berücksichtigt. Es ist zwecklos, an irgendeiner Trägerkonstruktion die Angriffsfläche einer Kraft zu verstärken, wenn man direkt benachbarte Teile, die doch bei einer Beanspruchung der Konstruktion die Belastung auf die Widerlager zu übertragen haben, nicht im selben Maße verstärkt. Die Leistungsfähigkeit des Ganzen wird begrenzt nicht durch seinen stärksten, sondern durch seinen *schwächsten* Teil, der bei Überbeanspruchung nicht standhält. Genau so zwecklos ist es, an einem Chitinskelet eine Muskelansatzfläche zu verstärken, während die unmittelbar benachbarten Skeletelemente, die doch den Muskelzug in seiner ganzen Stärke auszuhalten und zu übertragen haben, viel schwächer bleiben.

Danach ist der Begriff „Festigungspigment“ oder „Härtungspigment“ wohl verfehlt und wahrscheinlich nur durch falsche teleologische Betrachtungsweise dieser Pigmentierungsvorgänge entstanden. Die Chitinerhärtung muß vielmehr als ein Vorgang betrachtet werden, der von der Pigmentierung *nicht* direkt abhängig oder mit ihr gekoppelt ist, obwohl er vielfach von denselben Bedingungen abhängt wie diese. Eine wirkliche Härtung und Verstärkung des Chitins kann durch die lokal begrenzte Melanineinlagerung nicht erreicht werden, sondern ist nach unserem heutigen Wissen das Ergebnis einer Inkrustierung mit anderen Stoffen, vor allem mit anorganischen Salzen und komplexen organischen Inkrusten, die zu einer Verbesserung der Härte und Festigkeit der Cuticula geeigneter sind.

Eine zwanglose Erklärung der starken Melaninimprägnation dicker Chitinstücke ergibt sich aber, wenn man auch bei dieser Form der Melaninlokalisierung die Melaninproduktion als eine *Reizreaktion* der Hypodermiszellen auffaßt. Zwar fehlt bei solchen Chitinstücken oft eine direkte Beziehung der Hypodermis zu Muskeln oder anderen stark tätigen Geweben; aber die Hypodermis, die diese dicken Chitinstücke abscheidet, hat selbst einen erheblich stärkeren Stoffwechsel als diejenigen Teile der Hypodermis, die Chitin normaler Dicke abscheiden. Man kann annehmen, daß die *eigene* gesteigerte Produktionstätigkeit dieser Hypodermiszellen, die schon in ihrer bedeutenden Höhe zum Ausdruck kommt, selbst die Reizstoffe hervorbringt, die die Melaninbildung veranlassen. Dabei ist noch an die Möglichkeit zu denken, daß diese dicken Chitinstücke verhältnismäßig stärker als anderes Chitin mit wirklichen Härtungstoffen inkrustiert werden. Eine solche stärkere Inkrustierung ist vermutlich nur bei noch weiterer Steigerung der Zelltätigkeit möglich, die eine noch weitere Verstärkung des Reizes zur Melaninbildung bedeuten kann.

Die Bildung der übrigen Anteile des Zeichnungsmelanins läßt sich gut erklären als Reaktion der Hypodermiszellen auf Einflüsse, die von benachbarten Geweben ausgehen. Dabei besteht die Möglichkeit, den

Zeitpunkt, zu dem die einzelnen Anteile in der Ontogenie sichtbar werden, und die Beständigkeit der verschiedenen Musterteile bei der Aufhellung in Beziehung zu setzen zu gewissen Abstufungen der Stoffwechselintensitäten in den angrenzenden Geweben.

Als erstes Element der Melaninzeichnung des Abdomens tritt das Melanin in den Mittelkeilen der Tergite auf, die auch bei stark aufgehellten Tieren immer vorhanden sind. Hier tritt an Stelle der Beeinflussung der Hypodermis durch ein unterliegendes festes Gewebe die direkte Nachbarschaft des Pericardialsinus, durch die eine verstärkte Zirkulation in diesem Abschnitt der Duplikatur bedingt wird. Erhöhte Zirkulation bedeutet aber einmal Erhöhung des Stoffwechsels im Gewebe selbst und zweitens verstärkten Antransport der Stoffwechselprodukte anderer Gewebe. Die Voraussetzungen zu einer Beeinflussung der Hypodermis durch Stoffwechselprodukte, die als Reiz wirken können, sind also auch hier gegeben.

Am deutlichsten kommt die Abhängigkeit der Melaninlokalisation von der Beeinflussung durch abgestufte Stoffwechselintensitäten zum Ausdruck an solchen Stellen der vorderen Abdominaltergite, wo bei aufgehellten Tieren das Melanin durch Pterin ersetzt ist. Überall da, wo Zeichnungsmelanin außerhalb der Muskelansätze und Verstärkungsleisten auftritt, treten der *Fettkörper* oder das Pericard direkt an die Hypodermis heran. Das Melanin, das in den Hypodermisabschnitten über dem Fettkörpergewebe gebildet wird, tritt in der Ontogenie später auf als das über den Muskelansätzen und dem Pericardialsinus und ist, vor allem bei der Aufhellung, der einzig stärker variable Anteil der Melaninzeichnung des Abdomens. Man kann annehmen, daß die Stoffwechselvorgänge im Fettkörper nicht so intensiv sind wie die Umsetzungen bei einer Gewebsneubildung, und daß infolgedessen die Beeinflussung der darüberliegenden Hypodermis unter gewissen Bedingungen nicht die zur Einleitung der Melaninbildung nötige Reizschwelle erreicht. Über dem *Pericard* aber wird niemals ein Verschwinden des Melanins beobachtet, denn hier ist infolge der dauernden Blutbewegung und wahrscheinlich auch infolge stärkerer Tätigkeit der Pericardialzellen eine genügende Beeinflussung der Hypodermis wohl immer vorhanden.

In dem hier besprochenen Zusammenhang ist es wichtig, darauf hinzuweisen, daß KÖHLER (1932) in Anlehnung an eine Theorie von HAECKER aus Beobachtungen über den Verlauf der Flügelentwicklung bei *Ephesia* den Schluß zieht, daß die Festlegung des Zeichnungsmusters bei Schmetterlingen besser durch Annahme lokal verschiedener Stoffwechselintensitäten als durch Annahme verschiedener Entwicklungsgeschwindigkeiten im Sinne der Theorie GOLDSCHMIDTS zu erklären sei. Auch GRAUPNER (1934) weist darauf hin, daß Melaninbildung immer nur in der Nähe von Geweben mit hoher Stoffwechselintensität zu beobachten ist.

Am spätesten kommt das Melanin bei *Vespa* auf den Tergiten II und III an den Stellen zum Vorschein, wo die Tracheenlängsstämme zu großen Säcken erweitert sind und die dorsalen Tracheenblasen sich fast

direkt oder unmittelbar dem Integument anlegen (Abb. 9); über den dorsalen Tracheenblasen pflegt es bei hellen Tieren auf allen Segmenten stark zurückgedrängt zu sein (Abb. 5a, b). Dieses Verhalten ist nicht nur dadurch zu erklären, daß durch die Annäherung der Tracheenblasen das Fettkörpergewebe mehr oder weniger vollständig verdrängt ist und dadurch sein Einfluß auf die Hypodermis aufgehoben wird. Es müssen vielmehr noch allgemeinphysiologische Faktoren mitspielen. Solche Faktoren sind äußere Reize, der *Allgemeinstoffwechsel* und genetische Konstitution. Wie ENTEMAN (1904) für *Polistes* variationsstatistisch nachgewiesen hat und ZIMMERMANNs Arbeit (1931) gleichfalls für *Polistes* und für andere Vespiden wahrscheinlich macht, so läßt sich auch bei *Vespa* durch Vergleich feststellen, daß zwischen der Aufhellung auf den Abdominaltergiten und der Aufhellung an anderen Stellen der Zeichnung, z. B. auf den Beinen, positive Korrelationen bestehen. Die Zeichnung ändert sich als Ganzes. Solche Korrelationen sind nur durch die Änderung von Faktoren des Gesamtstoffwechsels zu erklären, in deren Gefolge die Melanin-

bildung an solchen Stellen nicht stattfinden kann, wo sich der melaninbildende an solchen Stellen nicht stattfinden kann, wo sich der melaninbildende Einfluß der unterliegenden Gewebe schwächer auswirkt.

β) Das Rot von *Vespa rufa*.

Die Annahme, daß bei *Vespa* die Bildung von schwarzem Zeichnungsmelanin von einer bestimmten Intensität der Stoffwechselvorgänge im Nachbargewebe abhängt und daß in den Abdominalsegmenten II und III die Beeinflussung der Hypodermis zur normalen Melaninbildung oft nicht ausreichend ist, findet in der Lokalisation der rotbraunen Zeichnungselemente von *V. rufa* eine starke Stütze. Bei dieser Wespe sind die vorderen Abschnitte der Abdominalsegmente II und III, die beim normalen Wespentyp völlig von schwarzer Melaninzeichnung eingenommen werden, zu einem großen Teil rotbraun. Schwarzes Melanin ist nur in der Nähe der Muskelansatzflächen, in einem schmalen Streifen am Segmentvorderrand und über dem Pericardialsinus entwickelt (Abb. 14a). Unter den roten Flächen kann man, wie bereits erwähnt, beim unverletzten Tier die Lage der zu großen Tracheenblasen erweiterten dorsalen Tracheenäste sehr gut beobachten, da sie unter dem nur schwach gefärbten roten Chitin liegen, das in Glycerinwasser fast völlig durchsichtig wird. Die roten Flächen auf den Tergiten entsprechen fast genau der Lage der großen *Pterinbuchten*, die bei hellen Tieren von *V. germanica* oder ganz hellen Tieren von *V. saxonica* von



Abb. 14. *V. rufa* L. ♀♀. Variationsreihe von dunklem bis zu hellem Tier. Gelbe Zeichnung weiß, schwarze Zeichnung schwarz, rote Melaninzeichnung grau.

den Duplikaturen her nach vorne übergreifen, und den Flächen, auf denen auch bei dunklen Tieren das Zeichnungsmelanin ontogenetisch zuletzt auftritt (Abb. 9b). Auch bei *V. rufa* läßt sich leicht eine Variationsreihe zusammenstellen, die alle Übergänge von gleichmäßiger Rotbraunfärbung dieser Fläche bis zu völliger Pterinerfüllung zeigt (Abb. 14a—c). Doch ist unter der eigentlichen roten Zeichnung in der Regel kein Pterin eingelagert, und vor allem ist keinerlei rotes Erythropterin vorhanden.

Ähnliche rotbraune Zeichnungen finden sich auch bei vielen andern Vespiden (*Polistes*, *Eumenes*) und sehr verbreitet bei *Ichneumoniden*, *Pompiliden* und *Sphegiden*. Auch bei den derartig gezeichneten Tieren aus diesen Familien tritt dieses Pigment am häufigsten auf den vorderen Abdominalsegmenten und meist über den großen Tracheensäcken der Längsstämme auf. Es ist oft zu beobachten, daß nahe Verwandte der Arten mit roter Zeichnung an derselben Stelle nur noch gelbliches Chitin besitzen und Pterin einlagern. In einigen Fällen wird sogar unter dem rotbraunen Chitin Pterin gefunden.

Das rotbraune Pigment ist bei *V. rufa* dem Chitin wie typisches Melanin homogen eingelagert und geht an der Grenze zum Schwarz meist kontinuierlich, aber mit nur schmaler Übergangszone, in das schwarze Melanin über. Auch seine Löslichkeit und sein optisches Verhalten gleichen denen des Melanins. Da auch sonst von Insekten rotbraune Pigmente der Melaningruppe beschrieben sind und seine Eigenschaften es in dieselbe Gruppe verweisen, dürfte das rotbraune Pigment von *V. rufa* gleichfalls ein *Melanin* sein. Über seine Vorstufen, seine Konstitution und die Unterschiede zum schwarzen Melanin läßt sich noch nichts aussagen. In der Ontogenie sind die rotbraunen Elemente der Teil der Melaninzeichnung, der als letzter auftritt.

In der Hymenopterenzeichnung nimmt das rotbraune Melanin gewissermaßen eine Mittelstellung zwischen dem schwach bräunlich-gelben Melanin der Grundfarbe und dem schwarzen Zeichnungsmelanin ein. Diese Mittelstellung kommt darin zum Ausdruck, daß das rotbraune Melanin dem Chitin in viel geringerer Konzentration eingelagert ist als das schwarze, und daß es sehr leicht ganz schwindet und der Grundfarbe Platz macht, unter der dann Pterin eingelagert wird. Überall, wo es abgelagert ist, ist der Farbton und die Farbsättigung im wesentlichen gleich. Das weist darauf hin, daß der Übergang vom schwarzen Zeichnungsmelanin zur Grundfarbe an diesen Stellen nicht allmählich ist, sondern daß das rotbraune Melanin eine physiologische *Zwischenstufe* darstellen könnte. Die Bildung einer solchen einheitlichen und definierten Zwischenstufe läßt sich nicht durch eine wahllose Ausfällung zudiffundierender Stoffwechselprodukte erklären; sie ist nur dann verständlich, wenn man die Melaninbildung als Funktion eines in bestimmter Weise determinierten lebenden Gewebes auffaßt.

Welcher Art die Änderung der Beeinflussung ist, in deren Folge die Hypodermis das rotbraune Melanin bildet, läßt sich nicht genau sagen. Da auch bei *V. germanica* und anderen Arten die gleichen Stellen oft den Ersatz von Melanin durch Pterin zeigen, zumal dann, wenn sie direkt von den Tracheenblasen unterlagert werden, ist jedenfalls die Annahme gesichert, daß der Einfluß des darunter liegenden Teils des Fettkörpers auf die Melaninbildung, vielleicht infolge eines weniger intensiven Stoffwechsels, geringer ist als der Einfluß solcher Gewebe, in denen organbildende Prozesse ablaufen. Dabei ist zu berücksichtigen, daß die starke Entwicklung der zu Tracheenblasen erweiterten dorsalen Tracheenäste ein starkes Hemmnis für die Diffusion der Stoffwechselprodukte tiefer gelegener Gewebe zur Hypodermis bildet. Außerdem ist in den beiden vordersten Segmenten des Wespenabdomens das Fettkörpergewebe weitgehend verdrängt, und sonstige innere Organe sind nicht vorhanden. Denn in diesen Segmenten liegen die außerordentlich großen Tracheensäcke, zu denen die vorderen Abschnitte der Tracheenlängsstämme anschwellen. Zwischen diesen und der Hypodermis ist nur noch eine verhältnismäßig dünne Schicht arbeitenden Gewebes entwickelt.

γ) *Bedeutung der Sauerstoffzufuhr.*

Zu den allgemeinen Bedingungen für einen regen Gewebsstoffwechsel und zu den wichtigsten Voraussetzungen für die Melaninbildung gehört eine genügende Sauerstoffversorgung der Gewebe. Eine solche wird bei der Eigenart der Insektenatmung nur erreicht, wenn das betreffende Gewebe genügend mit Tracheen versorgt ist, und wenn deren Bau eine gute Ventilation ermöglicht. Eine ausreichende Versorgung der Muskeln und des Fettkörpers des Körperstammes mit Sauerstoff schien keiner besonderen Nachprüfung zu bedürfen. Aber für langgestreckte Anhänge des Körpers, wie für die Beine, war eine Behinderung besonders sauerstoffbedürftiger Vorgänge durch *mangelhaften Gaswechsel* nicht von vornherein auszuschließen. Eine Prüfung dieser Frage schien besonders wünschenswert, weil beobachtet worden war, daß auf der Tibia typisches Muskelansatzpigment über dem *M. flexor tarsi* zuweilen ausfallen kann, und ein Zusammenhang dieses Ausfalls mit einem Sauerstoffmangel vermutet wurde.

Zwar hat KROGH (1920) berechnet, daß in vielen Fällen, wie bei den meisten Insektenlarven und bei kleineren Insekten, die Gasdiffusion in den Tracheen völlig ausreicht, um den normal benötigten Sauerstoff überall bereitzustellen. Für große Insekten jedoch hat er die Notwendigkeit und das Vorhandensein mechanischer Ventilation gezeigt, die durch die Entwicklung der Tracheenblasen erreicht wird. Bei so guten Fliegern wie *Vespa* sind im Körperstamm große Luftsäcke entwickelt und notwendig; von diesen zu den einzelnen Organen des Körperstammes ist der Diffusionsweg nicht weit, und daher kann für diese Organe gute Sauerstoffversorgung angenommen werden. Der Diffusionsweg von den

Stigmen bis in die Beine ist aber sehr lang, und es fragte sich daher, ob deren Luftversorgung nicht durch eigne Hilfseinrichtungen verbessert würde. Obwohl die Beintracheen zweimal, im Femur und in der Tibia, zu langen schmalen Luftsäcken erweitert sind (Abb. 3d), ist es nicht wahrscheinlich, daß diese Luftsäcke eine wirksame Ventilationswirkung haben. Denn sie liegen starr im Chitinskelet des Beins eingespannt, so daß ein Wechsel zwischen Dehnung und Kompression nur schwer denkbar ist. Demnach muß die Diffusion als der wesentlichste Faktor in der Sauerstoffversorgung der Beine, vor allem ihrer distalen Glieder, angesehen werden.

Um über den Sauerstoffdruck, der in den Beintracheen herrscht, Klarheit zu bekommen, wurde die Luft aus den Tracheen der Tibia von Hinterbeinen von *V. germanica*-Arbeiterinnen mittels der mikroskopischen Gasanalyse nach KROGH untersucht und mit der Zusammensetzung der Luft aus dem Abdomen derselben Tiere verglichen (Tabelle 2).

Tabelle 2. Zusammensetzung der Tracheenluft aus den Tracheen der Tibia der Hinterbeine und aus den abdominalen Luftsäcken bei *V. germanica* ♀.

Die Werte sind Mittelwerte aus je 3 Bestimmungen.

			CO ₂ in %	O ₂ in %	N ₂ in %
1	Tier im Glase	Hinterbein . .	3,8	0	96,2
	müde geflogen	Abdomen . . .	6,9	3,2	89,1
2	Tier läuft ruhig	Hinterbein . .	5,1	0	94,5
	auf Wabe	Abdomen . . .	4,6	7,9	87,5

Die Werte für die Zusammensetzung der Luft aus Luftsäcken des Abdomens sind fast gleich denen, die DEMOLL (1928) bei *Bombus agrorum* für Luft aus ähnlichen Tracheensäcken erhielt. Das wesentlichste Ergebnis der mitgeteilten Analyse ist aber nicht in den absoluten Zahlenwerten zu sehen, sondern in der Möglichkeit eines Vergleichs zwischen der Luftzusammensetzung, vor allem dem Sauerstoffgehalt, in den abdominalen Tracheensäcken und in den Beintracheen. Bei der angewandten Methode sind auch Spuren von Sauerstoff unter dem Mikroskop an der Braunfärbung der zur Absorption zugesetzten alkalischen Pyrogallol-lösung zu erkennen; dennoch wurde bei der Untersuchung der Tibialtracheen bei sauberer Arbeit niemals eine Andeutung für das Vorhandensein von Sauerstoff beobachtet, obwohl diese Prüfung noch etwa zehnmal wiederholt wurde. Aus der Literatur ist nur ein Beispiel für einen ähnlich niedrigen Sauerstoffdruck bekannt, das von KROGH selbst (1913) angegeben wird; er fand in den Hinterbeinen von *Carabus auratus* 1,1% und 0% O₂. Es besteht also bei der erwachsenen Wespe ein derartiger Abfall zwischen der Sauerstoffspannung in den Tracheen des Rumpfes und den Tracheen der Beine, daß in den unteren Abschnitten der Beine kein gasförmiger Sauerstoff mehr zur Verfügung steht.

Inwieweit und ob die letzten Sauerstoffreste aus den tibialen Tracheen von den Tracheenwänden durch Adsorption (vgl. DEMOLL 1927) gebunden und so dem Gewebe noch zugeführt werden, läßt sich nicht sagen. Bei Wespenpuppen sind die Bedingungen für einen ausreichenden Gaswechsel wohl noch schlechter als bei den Imagines, da hier jede mechanische Ventilation in Wegfall kommt. Außerdem scheinen die Beintracheen bei der Puppe enger zu sein als bei der Imago. Leider kann ich diese Ansicht nicht mit Messungen stützen. Auch DREHER (1936) geht in seiner Arbeit über die Entwicklung des Tracheensystems von *Apis* nicht auf die Physiologie und Funktion der Tracheen in den verschiedenen Stadien ein.

Es scheint nicht ausgeschlossen zu sein, daß das *Fehlen* von *Muskelansatzpigment* über den *M. flexor tarsi* mit der *mangelhaften Sauerstoffzufuhr* in Zusammenhang gebracht werden kann. Wo dieses Defizit allerdings angreift, ist ohne spezielle Untersuchung nicht zu sagen, da theoretisch mehrere Möglichkeiten in Erwägung zu ziehen sind.

d) Die Tätigkeit der Hypodermiszellen.

Wie oben gezeigt wurde, ist die Zeichnung der Wespen im wesentlichen bestimmt von Beziehungen des Integuments zu den unterliegenden Geweben und zur Intensität der in diesen Geweben und in der Hypodermis selbst verlaufenden Stoffwechselvorgänge. Doch wirken diese Vorgänge *nicht direkt* auf die eigentliche Melaninbildung in der Cuticula ein. Selbst wenn man annimmt, daß das Chromogen in den Geweben so weit vorgebildet wird, daß es ohne weiteres in der Cuticula von der Tyrosinase oxydiert werden kann, so muß es dennoch auf seinem Weg dorthin die lebenden Zellen der Hypodermis durchwandern, die es entweder durchlassen oder zurückhalten können.

Eine Beteiligung der *lebenden Hypodermiszellen* an der Bildung des Cuticularpigments muß also als wesentlichster Faktor der Ausbildung der Melaninzeichnung betrachtet werden. So wurde gezeigt, daß alle Formen der Melaninlokalisierung bei *Vespa* durch dasselbe Prinzip zu erklären sind, wenn man annimmt, daß die Melaninlokalisierung auf einen *Reizvorgang* zurückzuführen ist, der von den Produkten eines verstärkten Zell- und Gewebestoffwechsels ausgelöst wird und an den lebenden Hypodermiszellen angreift, indem diese zu einem bestimmten Stoffwechselverhalten determiniert werden. Ein wesentliches Glied in der Beweiskette für diese Auffassung ist die Feststellung, daß die Bildung des braunroten *V. rufa*-Pigments gleichfalls als eine bestimmte Reaktionsweise lebender Hypodermiszellen erklärt werden kann.

Daß die Tätigkeit der einzelnen Hypodermiszellen sich wirklich entscheidend auf die Ausbildung der Muster auswirkt, zeigt die Schärfe der Grenze zwischen melaningefärbter Cuticula und der Einlagerung von Pterin in die Hypodermis (Abb. 12). Die auffällige Ökonomie in der Verteilung der beiden Pigmente, die eine gegenseitige Überdeckung fast nirgends zustande kommen läßt, läßt gar keine andere Erklärung zu als die, daß die Melaninbildung in der Cuticula eine direkte Funktion der Tätigkeit der darunterliegenden Hypodermiszellen ist, und daß diese

Hypodermiszellen zu einem ganz anderen Stoffwechselverhalten determiniert sind, als die direkt benachbarten, die kein Melaninbildungsvermögen besitzen und dafür Pterin einlagern.

Auch HENKE (1924) kommt auf Grund seiner Untersuchungen über die Beeinflussung der Zeichnung von *Pyrrhocoris* durch äußere Reize zu der Ansicht, daß die Pigmentbildung als Leistung der Einzelzelle aufgefaßt werden muß. Denn nur unter dieser Voraussetzung lassen sich die von ihm gefundenen Abstufungen typischer Reizreaktionen erklären, die immer nur beim Vergleich bestimmter Teile des Zeichnungsmusters positive Korrelationen zeigen. Verschiedene Aufnahmefähigkeit des Chitins lehnt er als Erklärung ab, und einen stärkeren Einfluß von Zirkulationsverhältnissen läßt er nur für Beine und Elytren gelten.

Bei *Vespa* läßt sich ein starker Einfluß der Körpergewebe und der Zirkulation auf die Melaninbildung auf keinen Fall leugnen; doch nach den letzten Ausführungen kann dieser Einfluß nur wirken durch Beeinflussung des Zustandes der Hypodermiszellen. Der Reizzustand und die Reaktionsweise der einzelnen Hypodermiszellen ist bestimmend für die Pigmentverteilung und Pigmententwicklung. Bei Anerkennung dieser Sachlage muß auch die Vorstellung verlassen werden, daß die Stoffwechselprodukte der Körperorgane bei der Pigmentbildung in vivo direkt zur Cuticula diffundieren, um dort entgiftet zu werden. Die Chromogene müssen vielmehr direkt vor ihrer Umwandlung in das Pigment integrierende Bestandteile des Eigenstoffwechsels der Hypodermiszellen sein, und die Pigmentbildung ist als ein Teil der unmittelbaren Leistungen des Zellstoffwechsels der Hypodermiszellen anzusehen.

F. Beiträge zur Physiologie der Pterine.

1. Die Lokalisation des Pterinpigments.

Die Lokalisation des Pterinpigments bei *Vespa* ist bereits im Abschnitt über die Wespenzeichnung eingehend beschrieben worden. An dieser Stelle sind auch die *Gesetzmäßigkeiten* in den topographischen Beziehungen zwischen den pterinführenden Integumentteilen und der *Gesamtmorphologie* des Insektenkörpers dargestellt, die sich dann für alle Insekten bestätigen ließen, die Pterin als Pigment führen. Aus dieser überall vorhandenen Abhängigkeit der Pterinablagerung von bestimmten morphologischen Voraussetzungen kann gefolgert werden, daß die Ablagerung von Pterin als Pigment von Faktoren bedingt ist, die als Folgen oder wenigstens im Zusammenhang mit den topographischen Bedingungen erklärt werden müssen.

2. Die Ablagerung des Pterins als Pigment.

a) Der Einfluß von Stoffwechselvorgängen.

Der Gegensatz zwischen der Lokalisation von Melanin und von Pterin ist bedingt durch die verschiedene physiologische Bedeutung und Wirk-

samkeit der Strukturen und Organe, durch die die einzelnen Zeichnungselemente topographisch festgelegt werden. Die Bildung von Zeichnungsmelanin ist die Folge normaler oder gesteigerter Stoffwechselvorgänge, die in allen den Geweben verlaufen, über denen Melanin abgelagert wird. An allen anderen Stellen des Integuments aber, also im wesentlichen über Tracheenblasen und in Duplikaturen, findet offenbar keine direkte Beeinflussung der Hypodermis durch lebende Gewebe statt. Auch die eigene Tätigkeit der Hypodermis erfährt hier keine derartige Steigerung, wie das bei der Bildung der Vorderrandleisten der Fall ist. Deshalb wird bei *Vespa* und den anderen pterinführenden Insekten an diesen Stellen kein Zeichnungsmelanin gebildet. Es bleibt hier zunächst die Grundfarbe erhalten, aber nachträglich wird dann Pterin als Ergänzungspigment eingelagert, wenn auch nicht an allen Stellen, an denen Zeichnungsmelanin fehlt. Das Pterinpigment ist demnach an die Orte *geringerer Stoffwechselintensität* gebunden; die Abhängigkeit von dieser physiologischen Bedingung ist der Faktor, der in den topographischen Beziehungen der Pterinlokalisation zum Ausdruck kommt.

Die physiologische Abgeschlossenheit der pterinführenden Hypodermisteile, die in ihren Beziehungen zur Morphologie des Gesamtkörpers zum Ausdruck kommt, wird noch verstärkt durch die Unvollkommenheit des Blutgefäßsystems und der gesamten Kreislaufverhältnisse der Insekten. In deren Folge ist eine rasche Zuführung von Stoffwechselprodukten anderer Körperregionen zu diesen abgelegenen Hypodermisabschnitten durch *Blutzirkulation* nicht möglich. Doch scheint in der Hämolymphe, die sich in den capillaren Spalträumen befindet, die in den Duplikaturen und auch zwischen Tracheenblasen und Hypodermis entwickelt sind, eine rege *Diffusion* einzelner Stoffe vom Körperinneren her möglich zu sein, wenn durch deren Verbrauch für ein bestimmtes Diffusionsgefälle gesorgt wird. Denn sonst wäre die Einlagerung so großer Pterinmengen in so kurzer Zeit, wie sie bei *Vespa* zu beobachten ist, nicht verständlich.

Die Abhängigkeit der Pterinlokalisation von Faktoren des *Allgemeinstoffwechsels* kommt zum Ausdruck in dem Auftreten dunkler und heller Rassen der einzelnen Wespenarten, bei denen das Gleichgewicht Melanin-Pterin infolge der Wirkung von Allgemeinfaktoren verschoben ist. Auch die Menge des in einem Tier zur Ablagerung kommenden Pterins dürfte von einem Faktor des Allgemeinstoffwechsels abhängig sein.

Der Zeitpunkt, zu dem die Vorstufen des Pigments an den Orten der Ablagerung zur Verfügung gestellt werden, ist von der Entwicklungsstufe und damit von einem bestimmten Funktionszustand des Gesamtorganismus bestimmt. Denn das Pigment wird bei jeder Art nur in einem bestimmten kurzen Entwicklungsabschnitt gebildet. Das kann man so erklären, daß die Vorstufen der Farbstoffe den pterinablagernden Zellen nur in dieser Zeit in verwertbarer Form zur Verfügung stehen. Diese

Periode fällt zusammen mit der *Beendigung der Metamorphose*, also mit dem Zeitpunkt, an dem die Umstellung des Stoffwechsels auf die Verhältnisse der Imago erfolgt. Zu dieser Zeit werden gewisse Substanzen, die vorher in bestimmten Geweben oder bei bestimmten Stoffwechselvorgängen festgelegt waren, überflüssig und frei und müssen nun verändert, abgebaut oder ausgeschieden werden. Sie geraten ins Wandern und sind auf einmal in hoher Konzentration im Blut vorhanden, so daß sie jetzt auch an die Orte schwacher Zirkulation gelangen. Einen Hinweis darauf, daß auch Stoffe zu dieser Zeit ins Wandern geraten, die möglicherweise als Vorstufen der Pterine in Betracht kommen könnten, hat WIGGLESWORTH (1925) in einer Arbeit gegeben, die später genauer besprochen wird.

Doch muß noch eine zweite Erklärungsmöglichkeit für die Beschränkung der Pterineinlagerung auf einen bestimmten kurzen Zeitabschnitt in Betracht gezogen werden. Man kann annehmen, daß nur in dieser Zeit den pterinablagernden Zellen ein spezifisches *Enzysystem* zur Verfügung steht, das die Farbstoffe aus im Blut kreisenden Vorstufen bildet oder zusammenbaut und damit zur Auskristallisation bringt. Das Vorliegen eines solchen für die Pterinablagerung spezifischen Enzysystems könnte daraus gefolgert werden, daß die Pterinbildung einen ganz besonderen und anscheinend scharf abgegrenzten Typ des Hypodermis-Zellstoffwechsels vorstellt.

b) *Bedeutung und Wirkung des Sauerstoffs; Versuche über Beeinflußbarkeit der Pterinbildung durch erhöhten Sauerstoffdruck.*

Zur Erklärung der Beobachtung, daß bei *V. germanica* und *V. media* auf der Tibia über dem *M. flexor tarsi* die Bildung von Zeichnungsmelanin ausfallen kann, wurde die mangelhafte Sauerstoffversorgung der Beine zu Hilfe genommen. Nun ist bei dem durch Sauerstoffmangel verursachten Ausfall der Melaninbildung an dieser Stelle, wie schon erwähnt, oft Pterin direkt über dem Muskel entwickelt, also an einer Stelle, die für Pterineinlagerung untypisch ist. Es schien nach dieser Beobachtung nicht ausgeschlossen, daß das Sauerstoffangebot auf die Pterinbildung einen unmittelbaren Einfluß ausübt, indem Pterin nur an Orten *geringer Sauerstofftension* als Pigment abgelagert wird. Mit dieser Deutung steht in gutem Einklang die Tatsache, daß auch die Hypodermis in den Duplikaturen und über den Tracheenblasen nur sehr schlecht mit Tracheen versorgt ist. Im Zusammenhang damit ist daran zu erinnern, daß der Hämolymphe jede spezifische Funktion als Sauerstoffüberträger fehlt und ihr Sauerstoffgehalt nicht größer ist, als nach der rein physikalischen Lösungskonstante des Sauerstoffs errechnet werden kann (BISHOP 1923); ihr Sauerstoffgehalt wächst daher bei steigendem O_2 -Druck im Außenmedium konstant.

Man hätte also bei hohem Sauerstoffgehalt der Atemluft erwarten können, daß auch in den Pteringeweben ein höheres Sauerstoffangebot als normal vorhanden wäre, und infolgedessen eine Pterinbildung un-

möglich wäre. Rein spekulativ betrachtet hätten sich höhere Sauerstoff-tensionen auch in der Oxydationsstufe der gebildeten Pterine auswirken können in der Weise, daß z. B. statt Xanthopterin das sauerstoffreichere Leukopterin entstanden wäre.

Um experimentelle Anhaltspunkte über diese Fragen zu bekommen, wurden zehn Puppen von *Gon. rhamni*, vier im Alter von 6 Tagen, sechs im Alter von 2 Tagen, bis zum Ausschlüpfen in ein mit reinem Sauerstoff gefülltes Gefäß gebracht, das von einem langsamen Sauerstoffstrom durchströmt wurde. Die Wasserdampfspannung wurde durch 45%ige Schwefelsäure auf der Hälfte des Dampfdruckes von Wasser gehalten, die Versuchstemperatur betrug 25°.

Die ersten vier Tiere, drei ♂♂ und ein ♀, schlüpften nach 6 und 7 Tagen, d. h. am 12.—13. Tage der Puppenruhe, aus. Sie machten einen schwach benommenen Eindruck und schienen schwächer zu sein als normale Tiere. Die dabei erhaltenen Männchen sind schwach schwefelgelb, der Discoidalfleck ist normal gefärbt. Das Weibchen ist fast rein weiß, sein Discoidalfleck blaß. Beide Geschlechter sind also wesentlich *heller* als normale Tiere, doch ist nach dem makroskopischen Aussehen nicht zu beurteilen, ob die hellere Farbe auf einer Pigmentverminderung oder darauf beruht, daß statt gelbem mehr weißes Pigment gebildet wurde. Die Antwort gibt die mikroskopische Untersuchung. Normale Schuppen sind im durchfallenden Licht dicht vollgepfropft mit grauen Granula, die im Polarisationsmikroskop wie ein zarter Schleier aufleuchten. Bei den *Männchen* dieser ersten Gruppe der Sauerstofftiere sieht man schon im normalen Licht, daß die Pigmentgranula wesentlich weniger dicht sind als bei Normaltieren. Im polarisierten Licht leuchten zwar noch auf der ganzen Schuppenfläche Kristallite auf, doch ist dieses Aufleuchten wesentlich spärlicher als bei Normalschuppen. Viel weniger Pigment liegt dagegen in den Schuppen des *Weibchens*, was sowohl im normalen wie im polarisierten Licht deutlich zu erkennen ist.

Die sechs Tiere der zweiten Gruppe schlüpften nach 10 Tagen, also ebenfalls am 12. Tag ihrer Puppenruhe. Sie waren deutlich schwächer als normale Tiere und hatten Mühe, ihre Flügel völlig zu strecken, so daß teilweise verkrüppelte Tiere erhalten wurden (vgl. die analogen Angaben von PRÜFFER über *Lymantria dispar* [nach SCHLOTKE 1934]). Die Flügel der *Männchen* sind ganz schwach gelblichweiß, blasser als die Flügel normaler Weibchen, und schwach durchscheinend. Der Discoidalfleck auf den Hinterflügeln hat normale Form und ist schwach bräunlich, der auf dem Vorderflügel ist mondförmig und schwach schwarzbraun gefärbt. Die Adern treten schwach schwarzbraun hervor. Die Flügel der *Weibchen* sind weißlich und opak durchschimmernd; ihre Discoidalflecke sind blaß orangefarben. Die Tiere dieser zweiten Gruppe lassen also schon makroskopisch ihre *Pigmentarmut* erkennen.

Im Mikroskop bei normalem, durchfallendem Licht sind die einzelnen Schuppen in Canadabalsam kaum aufzufinden, und beim Versuch, die Farbstoffgranula zu erkennen, wird man immer von Chitinstrukturen getäuscht. Im polarisierten Licht sind in den Schuppen der Männchen noch spärlich verstreute Kristallite zu erkennen, in denen der Weibchen ist fast gar kein Pterin mehr zu finden. Eine Änderung der Schuppenform und -größe konnte nicht festgestellt werden.

Auch bei Hornissen, die einen mehr oder weniger großen Teil ihrer Puppenentwicklung in reinem Sauerstoff beenden mußten und auch nach dem Schlüpfen in der Sauerstoffatmosphäre blieben, wurden bei allen Tieren keine Anzeichen einer Pterineinlagerung gefunden. Doch gingen die meisten von ihnen kurz nach dem Schlüpfen, der Rest im Laufe von 2—3 Tagen ein, also zu der Zeit, in der normalerweise die Einlagerung des Pterins erfolgt. Daher ist diese Versuchsreihe allein kein Beweis für einen spezifischen Eingriff des Sauerstoffs bei der Bildung des Pterinpigments. Eine Änderung der Einzelheiten des Zeichnungsmusters war nirgends festzustellen.

SCHLOTKE hat bei seinen Versuchen über die Beeinflussung der Pigmentierung von *Habrobracon* durch verschiedene Sauerstoffkonzentrationen sowohl bei niederen als auch bei höheren Partialdrucken die gleiche Verdunkelung festgestellt und daraus geschlossen, daß diese verschiedenen Sauerstoffkonzentrationen auf die Ausbildung des Zeichnungsmelanins nur als *unspezifische Reize* wirken.

Zur Entscheidung über die Frage, ob auch auf die Pterinbildung der hohe Sauerstoffgehalt als unspezifischer Reiz oder chemisch und unmittelbar einwirkt, wurden andere Citronenfaltergruppen von gleichem Alter in eine Atmosphäre mit nur 6% bzw. nur 2% Sauerstoff gebracht. Doch wurden bei beiden Gruppen nur normal gefärbte Tiere erhalten.

Bei einem Vergleichsversuch, in dem Puppen von *Vanessa urticae* und *V. atalanta* vom 2. bzw. 6. Puppentage ab bis zum Schlüpfen in reinem Sauerstoff gehalten wurden, wurden Tiere erhalten, die von normalen nicht abweichen. Das Vanessenpigment, das chemisch noch nicht genügend bekannt und mit den Pterinen wahrscheinlich nicht verwandt ist, wird demnach durch hohen Sauerstoffdruck nicht beeinflußt. Der Sauerstoff scheint also nicht *allgemeine* Faktoren der Farbstoffbildung zu beeinflussen, sondern in seiner Wirkung an das Vorliegen einer bestimmten Konstitution der Farbstoffvorstufe oder an die Arbeit eines bestimmten Enzymsystems gebunden zu sein. Wenn im Gegensatz zu den hier mitgeteilten Befunden SOLOWIOW (1906) bei *V. urticae* durch Sauerstoffeinwirkung die Form *ichneusa* erhielt, so ist das dadurch zu erklären, daß er die Tiere schon in der sensiblen Periode in Sauerstoff brachte. Der Sauerstoff wirkt in *diesem* Fall als unspezifischer Reiz und ergibt damit eine Aberration, die auch erhalten wird, wenn die Puppe im sensiblen Stadium durch Temperaturreize beeinflußt wird.

Bei den oben beschriebenen Versuchen zur Beeinflussung der Pterinablagerung bei *Gon. rhamni* blieben *niedere* Sauerstoffpartialdrucke ohne sichtbare Wirkung; selbst der Partialdruck von nur 2%, der unter der Sättigungsspannung der Körpergewebe liegen dürfte, die z. B. GAARDER (1918) für die Mehlwurmpuppe bei 20° zu 5%, bei 31° zu 10% O₂ gefunden hat, verhinderte die Ausfärbung des Pterins nicht. Dagegen wirkt reiner

Sauerstoff *um so stärker* auf die Pterinablagerung ein, *je früher* die Puppen seiner Einwirkung ausgesetzt werden, und je länger deshalb Blut und Gewebe unter wesentlich erhöhter Sauerstoffspannung arbeiten. Daraus ergibt sich mit großer Wahrscheinlichkeit, daß diese Sauerstoffwirkung *nicht in einem unspezifischen Reiz* besteht, der die Vorgänge der Pterinablagerung nur auf dem Umweg über andere Stoffwechselvorgänge beeinflusst, sondern daß der Sauerstoff direkt in die Pigmentbildung selbst oder an einer der Pigmentvorstufen chemisch eingreift.

Ein wichtiges Argument, das gegen die Auffassung spricht, daß die Sauerstoffwirkung eine unspezifische Reizwirkung ist, ist der Umstand, daß bei den oben beschriebenen Versuchen die *Gonepteryx*-Puppen frühestens am 2. Tag der Puppenruhe in Sauerstoff gebracht wurden, und daß auch *bereits 6 Tage verpuppte Falter* deutlich und stark reagieren. Zu dieser Zeit ist erfahrungsgemäß bei Schmetterlingen eine Beeinflussung der Musterbildung durch Reize nicht mehr möglich, der Stoffwechseltyp der Schuppenbildungszellen steht also bereits fest. Die Sauerstoffwirkung muß danach Stoffwechselabläufe verhindern, die bereits so festgelegt waren, daß eine Umwandlung in einen anderen Stoffwechseltyp nicht mehr möglich ist. Gegen eine unspezifische Reizwirkung spricht weiterhin, was schon betont wurde, daß der Effekt der Sauerstoffwirkung der Einwirkungsdauer etwa proportional ist.

Die Insekten gehören zu den Tiergruppen, bei denen bei normalem und sogar bei wesentlich niedrigerem Sauerstoffdruck in der Atmungsluft die *Sättigungsspannung* in den Geweben erreicht ist (BUDDENBROCK 1928). Unter Sättigungsspannung des Sauerstoffs versteht man bekanntlich den Sauerstoffpartialdruck, der erforderlich und ausreichend ist, um alle im Körper vorhandenen Systeme von Oxydationsfermenten voll arbeiten zu lassen. Sie ist also ein Grenzwert der Sauerstoffspannung, über den hinaus eine weitere Erhöhung des Sauerstoffangebots normalerweise ohne Auswirkung auf die Atmungsvorgänge ist, da deren Größe von diesem Grenzwert ab durch die Menge des vorhandenen Enzyms oder durch die Geschwindigkeit der Zudiffusion des Substrates zum Enzym begrenzt wird. Nun sehen wir, daß bei den Insekten, die Pterin ablagern, bei starker Erhöhung des Sauerstoffdruckes offensichtlich Reaktionen oxydativer Natur ablaufen, die bei der Sättigungsspannung und einem schwach erhöhten Sauerstoffangebot nicht oder nur sehr langsam vor sich gehen.

Das könnte einmal so gedeutet werden, daß es sich hier um Vorgänge handelt, die in den Geweben solcher Körperabschnitte verlaufen, in denen infolge der Unvollkommenheit des Atmungsmechanismus beim Sauerstoffgehalt der Luft die Sättigungsspannung noch nicht erreicht ist. Als solche Gewebe könnten gerade die pterinführenden Hypodermisabschnitte in Frage kommen. Doch diese Erklärung erscheint unwahrscheinlich, da bei ihrer Annahme die Abhängigkeit des Wirkungsgrades

des Sauerstoffs von der Zeit seiner Einwirkung nicht erklärlich erscheint. Denn wie bei der Besprechung des Pigmenteinlagerungsvorganges bei *Vespa* und bei *Gonepteryx* gezeigt wurde, wandern die Vorstufen des Pterinpigments erst zur Zeit der Pterinablagerung in die betreffenden Hypodermisabschnitte ein. Die Anhäufung und Ablagerung des Pterins in den Schuppen von *Gonepteryx* nimmt nur eine kurze Zeit kurz vor dem Schlüpfen in Anspruch, und nur während dieser Zeit wäre ein direkter Einfluß erhöhter Sauerstoffspannung auf den Pigmentbildungsvorgang im Pteringewebe selbst möglich. In diesem Fall müßte aber schon eine wesentlich kürzere Einwirkungsdauer des Sauerstoffs am Ende der Puppenruhe die völlige Verhinderung der Pigmentablagerung verursachen. Dies ist aber nicht der Fall.

Recht gut lassen sich die bei *Gonepteryx* beobachteten Tatsachen dagegen mit der Annahme erklären, daß der Sauerstoff bei genügend hohem Partialdruck ein Produkt angreift und verändert, das im Stoffwechsel der Puppe kontinuierlich entsteht und die oder eine Vorstufe des Pterinpigments darstellt. Diese Vorstufe dürfte auf einer gewissen Zwischenstufe sauerstoffempfindlich sein, während sie später nicht mehr angegriffen wird. Sie müßte sich unter normalen Verhältnissen in einem Speichergewebe oder in der Hämolymphe bis zur Ablagerung des Pigments anhäufen. Der oxydative Abbau der Pterinvorstufe ist vielleicht eine Reaktion, die bei den Insekten, die kein Pterin führen, von einem besonderen Enzymsystem durchgeführt wird, während bei den pterinführenden Insekten dieser Abbau infolge des Mangels an einem solchen Enzym normalerweise nicht oder nur in geringem Maße auftritt, so daß die Vorstufe den Hypodermiszellen zu gegebener Zeit zur Verfügung steht.

Es ist klar, daß das vorliegende experimentelle Material noch zu gering ist, um die angeschnittenen Fragen eindeutig zu klären. Wenn es hier trotzdem in der vorliegenden Form veröffentlicht wird, so ist das deshalb berechtigt, weil die Versuche quantitativ und eindeutig das gleiche Ergebnis hatten. Eine Ausdehnung der Versuche auf andere Pieriden und Versuche mit zeitlich begrenzter Einwirkungsdauer des Sauerstoffs sind notwendig. Auch ist es für die Pterinfrage wichtig und mit Hilfe der jetzt entwickelten chemischen Methoden nicht aussichtslos, zu untersuchen, welches Schicksal das verschwindende Pterin hat. Diese Fragen sollen als nächste in Angriff genommen werden. Im Zusammenhang mit diesen Problemen ist es wichtig, daß KÖHLER und FELDOTTO (1935) bei *Vanessa* durch Hitzereize, die sie auf die Puppen kurz vor der Farbstoffbildung wirken ließen, eine starke Aufhellung der Tiere erzielten. Sie halten es für sehr wahrscheinlich, daß die Wirkung des Hitzereizes hier in einer direkten Beeinflussung des Farbstoffbildungsprozesses besteht. Demnach ist auch die Ablagerung von Pigmenten, die chemisch vom Pterin verschieden sind, durch unmittelbare Eingriffe zu verhindern.

c) Die Wasserstoffionenkonzentration des Pteringewebes.

Das Kristallisationsoptimum und Löslichkeitsminimum der meisten Pterine liegt bei schwach saurer Reaktion. Ihre Alkalisalze sind in Wasser

so gut löslich, daß schon Pufferlösungen, deren p_H kaum über 7 liegt, verhältnismäßig große Mengen Pterin lösen können. Deshalb ist zur Ablagerung des Pterins als kristallines Pigment schwach saure Reaktion in den speichernden Geweben Voraussetzung. Daß in dem natürlichen Pigment nicht etwa die schwer löslichen Erdalkalisalze vorliegen können, zeigt die leichte Löslichkeit der Pigmente im Ammoniak, denn die Erdalkalisalze sind in Ammoniak schwer löslich, jedenfalls nicht besser löslich als in Wasser.

Um Anhaltspunkte über den p_H -Wert der Pteringewebe zu bekommen, wurde kolorimetrisch mit einer etwas abgeänderten Methode nach SCHMIDTMANN¹ in folgender Weise gearbeitet. Als Versuchsobjekte dienten Stücke aus Hinterrandduplikaturen von jungen *V. crabro* ♀, die vor etwa 1—2 Tagen geschlüpft waren und bei denen die Pterinbildung in vollem Gang war. Die Duplikaturstücke wurden aus den Tergiten mit der Schere herausgeschnitten, ohne dabei die Intersegmentalhaut zu verletzen. Dadurch wurde eine Benetzung mit Hämolymphe aus den Hohlräumen des Abdomens vermieden. Diese Stückchen wurden mit der Oberseite nach unten in die Höhlung eines ausgeschliffenen Objektträgers gebracht. Dort wurde mit einem feinen Augenskalpell die untere dünne Chitinplatte entfernt und das darunterliegende Gewebe angekratzt, so daß mit einer ganz fein ausgezogenen Glasnadel aller kleinste Körnchen der Indikatorfarbstoffe ins Gewebe gebracht werden konnten. Jetzt wurde ein Deckglas darüber gelegt, unter dessen Rand ein Tropfen Wasser sich einsaugen lassen, und in der so erhaltenen feuchten Kammer beobachtet, mit welcher Farbe der Indikator in Lösung ging. Das Verhalten der einzelnen Indikatoren ist in Tabelle 3 zusammengestellt.

Tabelle 3. Lösungsfarben einiger Indikatoren im pterinablagernden Hypodermisgewebe von Duplikaturen von *V. crabro* ♀.

	Umschlagsintervall p_H	Saure alkalische Farbe		Lösungsfarbe im Gewebe
Phenolrot	6,8—8,4	gelb	rot	gelb
Neutralrot	6,8—8,6	rot	gelb	rot
Bromthymolblau	6,0—7,6	gelb	blau	gelb
Bromkresolpurpur	5,2—6,8	gelb	purpur	gelb
Lackmoid	4,4—6,4	rot	blau	blauviolett
Methylrot	4,2—6,3	rot	gelb	gelb
Bromphenolblau	3,0—4,6	gelb	blau	blau

Infolge der relativ hohen Konzentrationen, in denen die in Lösung gehenden Indikatoren in das Hypodermisgewebe hineindiffundieren, sind ihre Farbtöne nicht in derart feinen Abstufungen zu beobachten, wie das bei der Vergleichskolorimetrie von Lösungen üblich ist. Doch läßt sich infolge der Eigenfarbe der dicken oberen Chitinplatte bei der Untersuchung der Wespenduplikatur ein kolorimetrischer Vergleich des Farbtones injizierter verdünnter Indikatorlösungen mit dem Farbton der Indikatoren in Pufferlösungen nicht durchführen; die beschriebene Arbeitsweise ist daher die einzige Anwendungsmöglichkeit der Indikatorenmethode. Die Methode darf nur als Näherungsmethode gewertet werden, gestattet aber, je nach Lage der Indikatorumschlagspunkte, mit kleinen Materialmengen die Reaktion eines Gewebes bis auf etwa $\pm 0,3$ — $0,4$ p_H -Einheiten festzulegen.

¹ Siehe ROMEIS: Taschenbuch der mikroskopischen Technik 1928, § 1001.

Noch zwei weitere Fehlerquellen sind bei der verwandten Methode zu berücksichtigen, konnten aber nicht beseitigt und in Rechnung gesetzt werden. Das ist erstens der Umstand, daß sich die Spuren der Hämolymphe, die sich im Duplikaturhohlraum befinden, bei der Vorbereitung mit der Gewebsflüssigkeit mischen können. Zweitens ist der Eiweißfehler der einzelnen Indikatoren nicht in Rechnung gesetzt.

Bei Beachtung dieser Fehlerquellen und Ungenauigkeiten läßt sich sagen, daß die Reaktion des Pteringewebes etwa zwischen p_H 6 und 6,5 liegt.

Dieser Wert stimmt recht gut mit den Werten überein, die für die Hämolymphe anderer Insekten gefunden wurden. So fand BISHOP (1923) für *Apis mellifica* 6,6—6,9; für *Pieris brassicae* wurde mit der U-Elektrode 6,6, für *P. rapae* für verschiedene Entwicklungsstadien kolorimetrisch 5,9—6,4 gefunden (vgl. BRECHER 1925); HELLER gibt für *Deilephila*-Larven 6,4 an; KOCIAN und ŠPAČEK (1934) finden bei *Coleopteren* je nach Art und Ernährung 6,2—7,2.

Es läßt sich also sagen, daß im Pteringewebe tatsächlich eine Reaktion herrscht, wie sie als Voraussetzung zur Ablagerung und Kristallisation der *freien Pterine* zu fordern ist.

c) Die Tätigkeit der Hypodermiszellen.

Schon bei der Besprechung der typischen Lagerungsweise des Pterinpigments wurde betont, daß seine Ablagerung sowohl in der Entwicklung als auch beim ausgefärbten Tier streng an die *einzelnen Zellen* gebunden ist. Diese Bindung kommt bei *Vespa* am besten zum Ausdruck an der Grenze zum Zeichnungsmelanin, die meist so scharf ist, daß eine Zelle noch völlig mit Pterin vollgepropft wird, aber in der benachbarten keine Spur davon zu bemerken ist, während die von ihr ausgeschiedene Chitincuticula Zeichnungsmelanin führt (Abb. 12). Auch kann man hier und da in der Nähe der Grenze Melanin-Pterin in der Melaninregion völlig isolierte einzelne Zellen oder kleine Zellgruppen finden, die vollständig von Pterin erfüllt sind. Ein weiterer Beweis für die Funktion der Einzelzelle ist der auch morphologisch in der Schuppenform oft gut erkennbare Gegensatz zwischen Melanin- und Pterinschuppen bei den Pieriden (vgl. GEEST 1908).

Bei Besprechung der Funktionsweise der Hypodermiszellen bei der Lokalisation des Zeichnungsmelanins wurde gezeigt, daß die strenge Scheidung der beiden Pigmentgruppen durch *Determinationsvorgänge* bedingt ist, die den *Stoffwechseltyp* der betreffenden Hypodermisabschnitte und Einzelzellen bestimmen. Wenn die Reaktionsweise der Hypodermiszellen dadurch einmal festgelegt ist, vermag ihr Stoffwechsel im Normalfall jeweils offensichtlich nur in der einen Richtung zu arbeiten. Es wird entweder Melanin gebildet und eine Pterineinlagerung ist ausgeschlossen, oder die Fähigkeit zur Bildung von Zeichnungsmelanin besteht nicht, und in diesem Fall kann später, wenn die Vorstufen der Pterine verfügbar sind oder das pterinbildende Enzym in den Zellen gebildet ist, Pterinpigment eingelagert werden.

Die Beziehung der Pterinbildung zur Tätigkeit der einzelnen Zellen ist weiterhin klar erkennbar, wenn man bei einem Pieriden die Schuppen der Übergangszone zwischen den Arealen zweier verschiedenfarbiger Elemente der Pterinzeichnung betrachtet. Der Übergang zwischen Weiß und Rot bei *E. cardamines* ♂ ist nie ganz scharf, sondern immer allmählich. Das kommt dadurch zustande, daß die Schuppen der Übergangszone die verschiedensten Zwischenstufen zwischen Weiß und Rot zeigen; an die weiße Fläche schließen sich blaßgelbe Schuppen an, dann folgen stärker gelbe, und in der Nähe des Rot sind orangegelbe Schuppen zu sehen. Wenn aber der Übergang im ganzen dadurch allmählich ist, ist der Übergang von Schuppe zu Schuppe sprungweise, indem fast jede Einzelschuppe einen anderen Farbton hat als die ihr direkt benachbarten Schuppen. Auch läßt sich häufig beobachten, daß einzelne dunkle Schuppen ganz nahe am Weiß, einzelne helle ganz nahe am Rot entwickelt sind. Das beweist, daß jede Zelle gemäß der Reizart und Reizstärke, von der sie getroffen wird, reagiert, und daß die Zusammensetzung des in ihr enthaltenen Pigmentgemischs von *zelleigenen* Faktoren abhängt.

3. Herkunft und Vorstufen des Pterinpigments; Bedeutung der Pterine im allgemeinen Stoffwechsel.

a) *Herkunft und Natur der Vorstufen; der Vorgang der Pterinbildung.*

Über die Vorstufen und die Herkunft des Pterinpigments lassen sich zur Zeit noch keine Angaben machen, die durch experimentelle Beobachtungen einwandfrei bewiesen werden. Der Wirbeltierkörper scheint zwar in seinem Pterinbedarf von dem Pterin der Nahrung weitgehend abhängig zu sein. Die Insekten dürften jedoch im Gegensatz dazu das Pterin selbst produzieren, denn andernfalls wäre die Ablagerung so großer Mengen eines Stoffs, der in der Nahrung nur in Spuren vorkommt, undenkbar.

Über die *Herkunft* des in der Hypodermis als *Pigment* abgelagerten Pterins läßt sich wohl mit Sicherheit sagen, daß die Vorstufen nicht aus dem Eigenstoffwechsel der ablagernden Zellen stammen können und etwa Produkte des Reduktionsprozesses der Hypodermis sind. Die Mengen stickstoffhaltiger Substanz, die in der mit Pterin vollgepropften Wespenhypodermis oder auch in einer einzelnen Pieridenschuppe liegen, sind derart groß, daß sie nicht als Produkte der an Ort und Stelle zerfallenden Zellkerne oder des Zerfalls anderer zelleigener stickstoffhaltiger Strukturen der Hypodermiszellen aufgefaßt werden dürfen. Diese Auffassung wird bewiesen durch die Versilberung der pterineinlagernden Hypodermis von *Vespa*, die vor der sichtbaren Farbstoffeinlagerung keine silberbindenden Stoffe in größerer Menge nachweisen läßt. Weiterhin sprechen die Ergebnisse der Sauerstoffversuche mit *Gonepteryx* dafür, daß die Pterinvorstufen nicht erst während des Reduktionsprozesses in der Hypodermis entstehen, sondern während der ganzen Puppenruhe allmählich im Gesamtorganismus

gebildet werden. Auch die unten besprochene Arbeit von WIGGLESWORTH (1925) macht es sehr wahrscheinlich, daß die Pterinvorstufen erst während der Farbstoffablagerung vom Körperinnern her in die Flügel einwandern.

In welchen Geweben die Pterinvorstufen gebildet werden und auf welchem Wege sie in die ablagernden Hypodermiszellen gelangen, läßt sich erst dann untersuchen und entscheiden, wenn diese Vorstufen chemisch bekannt sind. Daher läßt sich auch über die Bedeutung der Vorstufen im Stoffwechsel und über die Faktoren, die die Menge der Vorstufen und damit auch des Pigments bestimmen, keine Aussage machen.

Die chemische Natur und Konstitution der Pterinvorstufen ist noch unbekannt; sie wird erst dann genau zu erkennen sein, wenn einmal die Konstitution der abgelagerten Pterine bekannt ist und zweitens die Vorstufen selbst präparativ gefaßt werden können. Damit läßt sich natürlich auch über den Vorgang der *Pigmentbildung* in den Hypodermiszellen noch nichts aussagen. Für diesen Vorgang sind zwei verschiedene Möglichkeiten als Arbeitshypothesen in Betracht zu ziehen und vom rein chemischen Standpunkt aus gleich wahrscheinlich. Einmal kann angenommen werden, daß trotz des reduzierten Zustands der einzelnen Zellen in diesen ein *spezifisches Enzymsystem* vorliegt, das befähigt ist, das Pterinmolekül aus kleineren Bruchstücken aufzubauen. Als solche kleineren Bausteine kämen wohl im wesentlichen Pyrimidinkörper in Frage.

Als zweite Möglichkeit der Pterinbildung in der Hypodermis kann angenommen werden, daß den Hypodermiszellen von der Hämolymphe eine *einheitliche Pigmentvorstufe* zur Verfügung gestellt wird, die die charakteristische Zusammensetzung aus drei Pyrimidinkörpern in der für Pterine eigentümlichen Bindungsweise bereits besitzt und irgendwo im übrigen Organismus zur Erfüllung einer bestimmten Funktion gebildet wurde. Diese zweite Möglichkeit ist die weitaus wahrscheinlichere.

Daß die *Fähigkeit zur Pterinbildung* nicht etwa eine Sonderfunktion der pterinablagernden Insektenhypodermis ist, und die primäre funktionelle Bedeutung der Pterine nicht etwa in ihrer Verwertbarkeit als Pigmente der Körperbedeckung zu suchen ist, zeigen die Arbeiten von KOSCHARA (1936) und von TSCHESCHE und WOLF (1936). Die speziellen Stoffwechselbedingungen und das eigenartige Zusammenspiel zwischen anatomischen und physiologischen Vorbedingungen, die wir in den pterinablagernden Zellen finden, sind zwar zur Ablagerung als *Pigment* Voraussetzung, jedoch wahrscheinlich nicht das Milieu zur Erfüllung der primären Stoffwechselfunktion der Pterine.

Der nahe Zusammenhang zwischen den einzelnen Pterinen, der in ihrer Zusammensetzung und darin zum Ausdruck kommt, daß sie auch in den einzelnen pterinführenden Zellen immer als Pigmentgemische vorliegen, weist darauf hin, daß zwischen den einzelnen Farbstoffen enge *genetische* Beziehungen bestehen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß auch

in dem Fall, daß die Hypodermiszellen die Pterine aus kleineren Vorstufen selbst aufbauen, ein gemeinsames Protopterin auftritt, das etwa dem Guanopterin ähnlich sein könnte, und aus dem die übrigen Pterine durch Ersatz von Stickstoff durch Sauerstoff und durch Ringschlüsse entstehen könnten. Diese Auffassung wird gestützt durch die Beobachtung, daß das Verhältnis der Komponenten eines Pteringemisches durch Reizwirkung stark verschoben wird, wie das STANDFUSS (1896) angibt, der durch Wärmereize Zitronenfalterweibchen in der Farbe der Männchen erhielt. Die Zusammensetzung des gebildeten Pigments aus verschiedenen Einzelfarbstoffen dürfte bei gereizten und ungereizten Tieren qualitativ gleich sein; geändert wird nur das quantitative Verhältnis der einzelnen Gemischkomponenten zueinander. Es findet also gewissermaßen nur eine Verschiebung eines Gleichgewichts innerhalb eines gegebenen Stoffsystems statt.

WIGGLESWORTH (1925) hat aufbauend auf der alten Theorie von HOPKINS versucht, die Herkunft der „Harnsäure“ in den Flügeln von *P. brassicae* zu klären und den Einlagerungsvorgang quantitativ zu verfolgen. Er wandte eine kolorimetrische Methode zur Harnsäurebestimmung an (Phosphorwolframsäurereagens nach FOLIN-DENIS, Anwendung nach BENEDICT), die auf dem Reduktionsvermögen der Harnsäure beruht. Bei der Untersuchung der ruhenden Puppe gab nur der Fettkörper eine positive FOLIN-DENIS-Reaktion; nach WIGGLESWORTHs Vergleichsversuchen ist der „Harnsäure“-Gehalt des Fettkörpers fast gleich dem des gesamten Puppenkörpers. Bei Tieren, die direkt vor dem Ausschlüpfen stehen, verteilt sich der Körper, der die FOLIN-DENIS-Reaktion gibt, so, daß beim Männchen etwa 25%, beim Weibchen etwa 15% in die Flügel gehen, während die übrige Substanz teilweise über die MALPIGHISCHEN Gefäße in den Darm geht und teilweise im Fettkörper bleibt. Die gesamte so gefundene „Harnsäure“ bleibt gleich dem „Harnsäuregehalt“ der Puppen. Die Harnsäuremenge, die nach dieser Bestimmung im Puppenflügel kurz vor dem Flügel vermutet wird, stimmt überein mit der, die nach der FOLIN-DENIS-Reaktion in den Flügeln der geschlüpften Imagines enthalten sein müßte.

Nun hat aber WIELAND (1933) zwar aus den Körpern von mehreren 1000 Tieren von *Pieris* und aus den Exkreten frisch geschlüpfter Falter von *P. brassicae* Harnsäure in beträchtlicher Menge erhalten, in den Flügeln allein aber keine Spur davon nachweisen können. Außerdem beträgt der Leukopteringehalt der Flügel eines Falters etwa 0,2 mg, während WIGGLESWORTH für ein Männchen etwa 0,5 mg, für ein Weibchen etwa 0,3 mg „Harnsäure“ findet. Dabei ist zu bedenken, daß Leukopterine bei der FOLIN-DENIS-Reaktion nur etwa 20% der Farbtintensität gibt, wie die gleiche Menge Harnsäure; demnach könnte dem Leukopterinewert der Flügel nur ein Harnsäurewert von etwa 0,04 mg entsprechen. Aber auch WIELAND bestätigt die kolorimetrischen Messungen von WIGGLESWORTH und schließt daraus, daß neben Leukopterine im Flügel von *Pieris* noch ein Körper vorhanden sei, der sehr starke FOLIN-DENIS-Reaktion gibt; die Natur dieses Körpers ist noch unbekannt.

Damit ist die Arbeit von WIGGLESWORTH zu einem großen Teil entwertet; sie ist ein warnendes Beispiel dafür, daß man aus Farbreaktionen an biologischem Material keine quantitativen Aussagen machen darf, bevor nicht das vorliegende Material qualitativ in seinen wesentlichsten Eigenschaften gründlich untersucht ist. Das wertvollste an dieser Arbeit ist, daß sie gezeigt hat, daß die Flügelinhaltsstoffe aller Wahrscheinlichkeit nach aus dem Fettkörper stammen und erst in derselben Zeit ins Wandern geraten, in der die Pigmentbildung stattfindet. Diese Beobachtung ist eine Bestätigung der oben dargelegten Auffassung, daß das Material zur Pterinbildung aus einem arbeitenden Gewebe stammen müsse und erst zur Zeit der Einlagerung den speichernden Zellen zur Verfügung stehe, und ist zugleich ein wertvoller Hinweis für die weitere Suche nach dem Ursprung und der Funktion der Pterinvorstufen.

b) Vergleich zwischen Purin- und Pterinablagerung.

Das Vorkommen von *Harnsäure* in den Flügeln der Pieriden und wohl auch in der Hypodermis der anderen pterinführenden Insekten ist wohl endgültig widerlegt. Es ist jedoch sicher, daß unter *anderen Bedingungen* Harnsäure in Insektengewebe sich kristallin ausscheidet, bei einigen Insekten sogar in der Hypodermis auftritt. Es scheint für die Klärung des Pterinproblems wertvoll zu sein, diese Ablagerungen und die ihnen zugrunde liegenden Bedingungen kurz der Pterinablagerung gegenüberzustellen.

Seitdem zum ersten Male FABRE (1863) große Anhäufungen von Harnsäure im Fettkörper von Larven und vor allem von Puppen beschrieben hatte, ist diese Beobachtung oft bestätigt worden. Doch nur bei den wenigsten Insekten bleibt diese Anhäufung auch bei der Imago bestehen, in noch selteneren Fällen ist eine weitere Vermehrung der Harnsäuremassen auch während des imaginalen Lebens bis zum Tode beobachtet worden. In der Mehrzahl der Fälle wird die während der Puppenruhe angehäufte Harnsäure beim Schlüpfen des Insekts oder in seinen ersten Lebenstagen ganz oder größtenteils durch die MALPIGHISCHEN Gefäße ausgeschieden. Die von den meisten Autoren bevorzugte Deutung dieser Erscheinung ist die, daß während der Zeit, in der die MALPIGHISCHEN Gefäße nicht funktionsfähig sind, der Fettkörper vorübergehend und aushilfsweise als Speicherniere arbeite. Als harnsäureeinlagernde Zellen erscheinen dabei teilweise besondere Uratzellen, oft aber auch normale Zellen des Fettkörpers.

Ein Auftreten von *Uraten* in der *Hypodermis* ist in den letzten Jahren zweimal beschrieben worden. POISSON (1925) beobachtete, daß sich bei Larven von *Notonecta* nach der vierten Häutung in der Hypodermis der Oberseite des Abdomens kristalline stark lichtbrechende Kugeln entwickeln, die er für Urate hält, und die bei der Häutung verschwinden. Für das Pterinproblem wertvoller sind die Beobachtungen, die WIGGLESWORTH (1933) ebenfalls bei einer Wanze, bei *Rhodnius*, gemacht hat. Er stellte fest, daß bei dieser Raubwanze gleichfalls auf dem vierten Larvenstadium während der *stärksten Tätigkeit* der Hypodermis, die in dieser Zeit viele Mitosen zeigt, Harnsäure in Hypodermiszellen eingelagert wird. Der Höhepunkt der Einlagerung fällt zusammen mit dem ersten Erscheinen der neuen Cuticula, und von diesem Zeitpunkt ab beginnen die Harnsäurekristalle in der Hypodermis weniger zu werden. WIGGLESWORTH glaubt nicht, daß diese Harnsäure aus anderen Geweben stammt, da zu dieser Zeit die MALPIGHISCHEN Gefäße voll arbeiten, sondern erklärt sie als Produkte der *lokalen* Stoffwechselvorgänge, die in dieser Zeit der Vorbereitung der Chitinabsonderung besonders energisch sind und viel stickstoffhaltiges Material umsetzen. Die harnsäureführenden Zellen sind an bestimmten

Stellen lokalisiert, und er erklärt diese Lokalisation durch die Beobachtung, daß die Zellen, in denen Harnsäure auskristallisiert, infolge ihrer Lage von der Zirkulation etwas abgeschlossen sind. Wenn die harnsäureführenden Zellen sich aus den Papillen, in denen sie lagen, in die Körperhöhle zurückziehen, verschwindet die Harnsäure. Diese Harnsäurezellen sind also nicht als Exkretionszellen aufzufassen, sondern als Zellen, in denen Produkte des eigenen Stoffwechsels auskristallisieren, da zunächst die Möglichkeit eines genügenden Abtransports fehlt und lokale Übersättigung eintritt. Diese Auffassung könnte sich ohne größere Schwierigkeiten vielleicht auch für die Fälle vertreten lassen, in denen Harnsäure in den eigentlichen Fettkörperzellen abgelagert wird. Uratzellen müssen im Gegensatz dazu vielleicht als wirkliche Athrozyten angesehen werden. Aber sie zeigen gerade deshalb cytologisch alle Merkmale voll *tätiger* Zellen und sind auf keinen Fall irgendwie vom Stoffwechsel abgeschlossen. Sie gleichen darin typischen Exkretionsorganen, die unter Energieaufwand arbeiten.

Beim Vergleich zwischen Harnsäure- und Pterinablagerung zeigt sich also ein grundsätzlicher Unterschied. *Harnsäure* wird in der Regel ausgeschieden an Orten *regen Stoffwechsels in tätigen Zellen* als Produkt des eigenen Stoffwechsels, oder sie wird von Sammelzellen gespeichert, die diese Speicherung als Hauptfunktion, also wohl unter Aufwand spezieller Energie durchführen. *Pterin* dagegen wird an Orten *herabgesetzter Stoffwechselintensität* eingelagert von Zellen, deren eigene Lebensprozesse weitgehend *reduziert* sind.

Die einzige bisher beobachtete Ausnahme von dieser Regel ist das oben beschriebene wahrscheinliche Auftreten von Harnsäure bei *Pachyrhina* in Hypodermisabschnitten, deren topographische Beziehungen eigentlich die Ablagerung von Pterin erwarten ließen. Doch kann diese Einzelbeobachtung nicht derartige Bedeutung haben, daß dadurch die bei allen anderen Objekten übereinstimmenden Beziehungen zweifelhaft würden. Man wird vielmehr nach der Ursache der Ausnahmestellung dieser Tipulide suchen müssen.

Ein ähnlicher Unterschied wie zwischen Harnsäure und Pterin zeigt sich auch beim Vergleich zwischen der Guanin- und der Pterinablagerung. Es ist schon lange bekannt, daß viele *Arachnoiden* große Mengen Guanin ablagern, das bei den meisten Arten auch für Färbung und Zeichnung große Bedeutung hat. Doch findet diese Ablagerung nicht in der Hypodermis, sondern in den obersten Schichten des Mitteldarmdrüsenkomplexes, also in einem stark arbeitenden Gewebe statt (BERTKAU 1884, FAUSSEK 1909); vielleicht macht aber die Guaninablagerung bei Ixodiden davon eine Ausnahme. Wir können diese Ablagerung direkt mit der Harnsäureablagerung im Insektenfettkörper vergleichen, da auch hier schwerlösliche Produkte des Stickstoffstoffwechsels am Ort der Entstehung ausfallen. Die am besten bekannte und untersuchte Ablagerung und Verwendung von Guanin als Pigment ist seine Verwendung in den Guanophoren der *Wirbeltiere*. Zwischen diesen Guanophoren und dem Pterinepithel der Insekten besteht aber ein grundlegender Unterschied. Die Hypodermiszellen des Pterinepithels haben als Hauptfunktion die Abscheidung und Ausbildung der Cuticula und ihrer Anhänge zu leisten und lagern das Pigment erst nachträglich nach Abklingen ihrer vollen Lebenstätigkeit ein; sie sind also pigmentierte Zellen. Die *Guanophoren* dagegen sind mesodermale Elemente, die sehr früh zur Aufnahme des Guanins determiniert werden und für die die Guaninablagerung wohl die einzige Funktion ist, die sie zu erfüllen haben

und erfüllen können; sie sind echte Pigmentzellen, die oft in besondere Chromatophorensysteme eingebaut sind. Diese Chromatophorensysteme liegen in normal versorgten Geweben und stehen oft in reger Wechselbeziehung zu besonderen Stoffwechselvorgängen des Gesamtorganismus, wie z. B. bei der Bildung der Prachtkleider vieler Fische.

Große Anhäufungen kristallisierten Guanins finden sich auch im Tapetum der Augen der verschiedensten Tierklassen und in den analog gebauten Reflektoren vieler tierischer Leuchtorgane. Sowohl Augen als auch Leuchtorgane sind als Organe mit reger Stoffwechseltätigkeit und Atmung zu betrachten, und so zeigt auch dieses Vorkommen von kristallisiertem Guanin den oben betonten Gegensatz zur Pterinablagerung.

Besonders deutlich wird dieser Gegensatz beim Vergleich der Pterinablagerung mit dem einzigen bekannten Vorkommen von Guanin bei Insekten, dem Guaninreflektor der Leuchtorgane der *Lampyriden*. In diesen Organen liegt das Guanin direkt neben den stark tätigen Drüsenzellen, die zur Ermöglichung des Leuchtvorganges gut mit Tracheen versorgt sind, die auch die Guaninschicht durchziehen und versorgen.

c) Die Exkretnatur der Pterine.

HOPKINS hat die Auffassung, daß die Pieridenfarbstoffe wahre Exkrete seien, in seinen Arbeiten dadurch zu stützen versucht, daß er in den Exkreten schlüpfender Falter das gelbe Pigment nachzuweisen versuchte. Er hat tatsächlich mit solchen Exkreten frisch geschlüpfter Zitronenfalter die Lepidoporphyrinreaktion erhalten.

Bei einer Nachprüfung dieser Annahme mit den in letzter Zeit ausgearbeiteten exakten Mikromethoden hat sich jedoch gezeigt, daß HOPKINS' Beobachtung ein Irrtum war. Der gelbe Körper in den Gonepteryx-exkreten zeigt nicht die geringsten Beziehungen zu Xanthopterin. Ebenso ließ sich in den Exkreten frisch geschlüpfter Hornissen weder Xanthopterin noch Leukopterin, sondern lediglich Harnsäure nachweisen (BECKER 1937).

In den Exkreten frisch geschlüpfter Kohlweißlinge hat WIELAND (1933) vergeblich nach Leukopterin gesucht und nur Harnsäure gefunden.

Diese vergebliche Suche nach den Pterinen in Exkrementen, ihr spurloses Verschwinden bei den Sauerstofftieren und die Tatsache, daß bei der Mehrzahl der Insekten weder in der Hypodermis noch in den Exkreten Pterin gefunden werden kann, obwohl wir doch voraussetzen müssen, daß seine Vorstufen im Stoffwechsel vorhanden sind, weisen darauf hin, daß die Pterine nicht als Exkrete im eigentlichen Sinn aufzufassen sind. Die Vorstufen oder die Farbstoffe selbst dürften vielmehr im Normalfall, also bei allen nicht pterinablagernden Insekten, vor der eigentlichen Exkretion in wirkliche Exkretprodukte, vielleicht in Harnsäure, umgewandelt werden. Danach ist auch die verbreitete Auffassung, daß die Ablagerung von Pterinpigment eine Entlastung der *eigentlichen Exkretion* bedeute, nicht richtig; denn sie sind noch gar nicht exkretionsreif, da sie die

MALPIGHISCHEN Gefäße anscheinend nicht passieren können. Es handelt sich vielmehr bei der Pterinablagerung um einen Ablagerungsvorgang eigener Art, der beim heutigen Stand unseres Wissens teleologisch schwer zu erklären ist; als Reservestoffspeicherung ist sie genau so wenig zu deuten wie als wahre Exkretion. Man kann aber von einer Entlastung der Exkretion vielleicht insofern sprechen, als durch die Pterinbildung große Mengen stickstoffhaltigen Materials unlöslich festgelegt werden, die andernfalls wahrscheinlich als Harnsäure ausgeschieden werden müßten.

Im Normalfall ist das Pterin mit der Ablagerung in die Hypodermis aus dem Stoffwechsel völlig ausgeschieden und auch alle anderen Lebensprozesse der pterinführenden Zellen sind fast völlig zum Stillstand gekommen. Eine Wiederauflösung des Pterinpigments und sein Verschwinden aus dem Ort seiner Ablagerung wird nur an wenigen Stellen des Wespenkörpers beobachtet und ist als Folge einer fortgesetzten Schädigung des Hypodermisgewebes, also als ein pathologischer Prozeß, aufzufassen. Dieser Vorgang wird an anderer Stelle beschrieben (BECKER 1937).

G. Zusammenfassung der Hauptergebnisse.

Die Pterine sind eine besondere Gruppe von Naturstoffen, die den Purinkörpern verwandt sind, sich von diesen aber chemisch und physiologisch deutlich unterscheiden.

Bei vielen Hymenopteren, einer Familie der Lepidopteren (den Pieriden), wenigen Neuropteren und Cicaden, anscheinend auch bei einzelnen Dipteren wird Pterin als Pigment abgelagert. Aus diesen Vorkommen als Pigment läßt sich nicht direkt auf die Verbreitung der Pterine in tierischen Körpersäften und Geweben schließen. Das Auftreten und die Bedeutung von Pterin im Säugetierorganismus zeigt vielmehr, daß wir mit dem Vorkommen von Pterin bei allen Tierklassen rechnen können und daß das Eingreifen von Pterin in innere Stoffwechselvorgänge weiter verbreitet ist als die Ablagerung von Pterin als Pigment. Diese Ablagerung ist an ein Zusammenspiel anatomischer und physiologischer Bedingungen gebunden, das nur bei den obengenannten Insekten verwirklicht ist.

Die natürlichen Pterinpigmente sind Gemische mehrerer Einzelfarbstoffe der Pteringruppe und immer kristallin. Sie werden entweder in der geschlossenen Fläche der Hypodermis oder in Schuppen und Haaren abgelagert. Ihre Einlagerung ist Funktion der Einzelzellen und erfolgt kurz vor oder nach dem Schlüpfen der Imago, also nach Beendigung der während der Metamorphose erfolgten großen Stoffverschiebungen und Stoffumsetzungen.

Das Pterinpigment ist an solchen Stellen der Hypodermis lokalisiert, an denen in der Hypodermis selbst oder im direkt anliegenden Gewebe der Stoffwechsel gering ist. Es sind dies die Duplikaturen des Integu-

ments, die Hypodermisflächen über den großen Tracheenblasen und die distalen Abschnitte der Beine. Die pterinführenden Zellen zeigen zur Zeit der Pterineinlagerung cytologisch alle Anzeichen eines stark reduzierten Zellstoffwechsels. Trotz dieser Reduktion ist der Funktionszustand jeder Einzelzelle für die Zusammensetzung des in ihr entstehenden Pteringemischs ausschlaggebend.

Im Gegensatz zu Pterin werden Purine (Harnsäure und Guanin) meist nicht an solchen Orten herabgesetzter Stoffwechselintensität abgelagert. Sie kristallisieren in der Regel an Orten regsten Gewebsstoffwechsels im produzierenden Gewebe selbst infolge Übersättigung aus.

Die Pterine der Insekten dürfen nicht als wahre Exkretionsprodukte betrachtet werden, da sie nicht exkretionsreif im eigentlichen Sinne sind und auch die MALPIGHISCHEN Gefäße als spezifische Ausscheidungsorgane nicht auf ihre Ausscheidung eingestellt sind.

Herkunft, Vorstufen und Bildungsweise der Pterine sind noch unbekannt; bei Insekten scheinen sie ein Eigenprodukt des tierischen Stoffwechsels zu sein. Im Gegensatz dazu könnten sie beim Säugetier den Charakter eines Ergänzungsstoffs aus der Gruppe der B-Vitamine besitzen.

Das Zeichnungsmuster der Wespen, dessen Grundtyp für alle Arten der Gattung *Vespa* der gleiche ist, ist gewissermaßen ein Abbild der Intensität der Stoffwechselvorgänge, die in den einzelnen Abschnitten der Hypodermis und in den ihr unmittelbar anliegenden Geweben ablaufen: Pterin zeigt herabgesetzten, Melanin dagegen normalen oder erhöhten Stoffwechsel an.

In der Wespenzeichnung und verwandten Zeichnungen ist das Zeichnungsmelanin entwicklungsgeschichtlich und physiologisch der primäre Zeichnungsbestandteil, durch dessen Lokalisation das Zeichnungsmuster völlig bestimmt ist. Pterin wird nachträglich als Ergänzungspigment eingelagert und bedeutet für die Zeichnung des Tieres lediglich eine Steigerung des Kontrastes zwischen Zeichnungsmelanin und Grundfläche.

Die topographischen und physiologischen Faktoren, die die Lokalisation von Melanin auf der einen und Pterin auf der anderen Seite bestimmen, wirken lediglich über eine Beeinflussung des Stoffwechseltyps der einzelnen Hypodermiszellen. Melaninbildung und Pterinbildung sind zwei gegensätzliche Typen in der Arbeitsweise der Hypodermiszellen und zeigen im Normalfall keine Übergänge.

Die rote Zeichnung von *Vespa rufa* L. ist nicht auf Erythropterin zurückzuführen, sondern beruht auf der Einlagerung eines roten Körpers der Melaningruppe in diejenigen Stellen der Cuticula, unter denen die Faktoren, von denen die Melaninbildung bestimmt wird, schwächer auf die Hypodermis wirken. Die rotbraunen Zeichnungen vieler Ichneumoniden und Sphegiden zeigen genau dieselben Verhältnisse.

Literaturverzeichnis.

- Anglas, M. J.:** Observations sur les métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille. Bull. Sci. France et Belg. **34**, 363 (1901). — **Baer, M.:** Über Bau und Farben der Flügelschuppen bei Tagfaltern. Z. Zool. **65**, 50 (1898). — **Ballowitz, E.:** Über ein eigenartiges Verhalten der Melanophoren und Guanophoren in der Haut des Hornhechts (Belone). Z. Biol. **12**, 240 (1924). — **Batelli, F. u. L. Stern:** Die Tyrosin-oxydase, die Polyphenoloxydase und die Oxydone bei den Insekten. Biochem. Z. **56**, 59 (1913). — **Becker, E.:** Das rotbraune Pigment der Wespennestmütter, eine durch mechanischen Reiz ausgelöste Pigmentbildung in Liesegangsehen Ringen. Erscheint in Z. vergl. Physiol. **1937**. — Das Fehlen der Pterine in den Exkrementen pterinführender Insekten. Hoppe-Seylers Z. **246**, 177 (1937). — **Becker, E. u. C. Schöpf:** Der mikrochemische Nachweis der Pterine. Liebigs Ann. **524**, 124 (1936). — **Bertkau, Ph.:** Über den Bau und die Funktion der sog. Leber bei den Spinnen. Arch. mikrosk. Anat. **23**, 214 (1884). — **Biedermann, W.:** Farbe und Zeichnung der Insekten. Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. 3, 1. Hälfte, Teil 2. 1914. — **Bischoff, H.:** Zur Kenntnis der Gattung *Pseudovespa*. Sitzgsber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin **1930**. — **Bishop, G. H.:** Body fluid of the honey bee larva. J. of biol. Chem. **58**, 543 (1923). — **Brecher, L.:** Physikochemische und chemische Untersuchungen am Raupen- und Puppenblut (*Pieris brassicae*, *Vanessa urticae*). Z. vgl. Physiol. **2**, 691 (1925). — **Buddenbrock, W. von:** Grundriß der vergleichenden Physiologie, 1928. Teil 3. — **Cockayne, E. A.:** The distribution of fluorescent pigments in *Lepidoptera*. Trans. entomol. Soc. Lond. **1924**, 1. — **Cuenot, L.:** Etudes physiologiques sur les *Orthopteres*. Archives de Biol. **14**, 293 (1895). — **Delaunay, H.:** L'excrétion azotée des Invertébrés. Biol. Rev. Cambridge philos. Soc. **6**, 265 (1931). — **Demoll, R.:** Untersuchungen über die Atmung der Insekten. I. Z. Biol. **86**, 45 (1927). — III. Zool. Jb., Allg. Zool. u. Physiol. **45**, 515 (1928). — **Dixey, F. A.:** On the phylogeny of the *Pieridae*, as illustrated by their wing-markings and geographical distribution. Trans. entomol. Soc. Lond. **1894**, 249. — **Dreher, K.:** Bau und Entwicklung des Atmungssystems der Honigbiene (*Apis mellifica* L.). Z. Morph. u. Ökol. Tiere **31**, 608 (1936). — **Enteman, W. M.:** Coloration in *Polistes*. Carnegie Inst. Publ. **19** (1904). — **Fabre, M.:** Etude sur le rôle du tissu adipeux dans la sécrétion urinaire chez les insectes. Ann. des Sci. natur. [4]. Zool. **19**, 351 (1863). — **Faussek, V.:** Über Guaninablagerung bei Spinnen. Zool. Anz. **35**, 65 (1909). — **Fraenkel, G.:** A hormon causing pupation in the Blowfly *Calliphora erythrocephala*. Proc. roy. Soc. B **118**, 1 (1935). — **Frey, W.:** Untersuchungen über die Entstehung der Strukturfarben der Chrysididen nebst Beiträgen zur Kenntnis der Hymenopterenkcuticula. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **31**, 443 (1936). — **Gaarder, T.:** Über den Einfluß des Sauerstoffdrucks auf den Stoffwechsel. I. Nach Versuchen an Mehlwurmpuppen. Biochem. Z. **89**, 48 (1918). — **Geest, W.:** Untersuchungen über die Wechselbeziehungen zwischen Pigment und Schuppenform und zwischen Zeichnung und anatomischen Verhältnissen des Flügels, dargestellt an der Tagfaltergattung *Colias* F. Z. Insektenbiol. **4**, 162, 208, 251, 317 (1908). — **Görtner, R. A.:** The origin of the pigment and the colourpattern in the elytra of the Colorado potato Beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Sgy.). Amer. Naturalist **45**, 743 (1911). — **Graupner, H.:** Kern und Plasma während der Melaninbildung. Zool. Anz. 7. Suppl. (Verh. dtsh. zool. Ges. Greifswald **1934**), 16. — **Hasebroek, K.:** Zur Entwicklungsmechanik der schwarzen Flügelfärbung der Schmetterlinge, speziell beim Melanismus. Arch. Entw.mechan. **52**, 261 (1923). — **Heinlein, H.:** Zur Kenntnis melanotischer Pigmente. Biochem. Z. **154**, 24 (1924). — **Heldmann, G.:** Einiges über Wespenverbreitung und Wespenzeichnung. Zool. Anz. **108**, 266 (1934). — **Heller, J. u. A. Moklowska:** Über die Zusammensetzung des Raupenblutes bei *Deilephila Euphorbiae* und deren Veränderungen im Verlauf der Metamorphose. Biochem. Z. **219**, 473 (1930). — **Henke, K.:** Die Färbung und

Zeichnung der Feuerwanze und ihre experimentelle Beeinflußbarkeit. Z. vergl. Physiol. 1, 297 (1924). — Hesse, G.: Die chromatographische Analyse und ihre Anwendung. Z. angew. Chem. 49, 315 (1936). — Hopkins, F. G.: Note on a yellow pigment in butterflies. Chem. News 60, 59 (1889). — Proc. chem. Soc. 1889, 117. — Proc. roy. Soc. Lond. 57, 5 (1894/95). — Pigments in yellow *Lepidoptera*. Nature (Lond.) 45, 197, 581 (1891/92). — The pigments of the *Pieridae*: a contribution to the study of excretory substances with functions in ornament. Philos. trans. roy. Soc. B 186, 661 (1895). — Ishizaka, T.: Über künstliche Melanine und das natürliche, im Organismus des Maikäfers vorkommende Melanin. Arch. f. exper. Path. 58, 198 (1907). — Jacobs, W.: Das Duftorgan von *Apis mellifica*. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 3, 1 (1925). — Koch, C.: Der Nachweis des Chitins in tierischen Skelettsubstanzen. Z. Morphol. u. Ökol. Tiere 25, 730 (1932). — Kocian, V. u. M. Špaček: Die Bestimmung der Wasserstoffionenkonzentration der Körperflüssigkeit von Coleopteren. Zool. Jb., Physiol. 54, 180 (1934). — Köhler, W.: Die Entwicklung der Flügel bei der Mehlmotte *Ephestia Kühniella* Zeller mit besonderer Berücksichtigung des Zeichnungsmusters. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 24, 582 (1932). — Köhler, W. u. W. Feldotto: Experimentelle Untersuchungen über die Modifikabilität der Flügelzeichnung, ihrer Systeme und Elemente in den sensiblen Perioden von *Vanessa urticae* L. Arch. Klaus-Stiftg. 10, 313 (1935). — Koschura, W.: Adsorptionsanalyse wässriger Lösungen. Hoppe-Seylers Z. 239, 89 (1936). — Über einen neuen Farbstoff (Uropterin) aus Menschenharn. Hoppe-Seylers Z. 240, 127 (1936). — Krogh, A.: On the composition of the air in the tracheal system of some Insects. Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) 29, 29 (1913). — Studien über Tracheenrespiration II und III. Pflügers Arch. 179, 95 (1920). — Kühnelt, W.: Über den Bau des Insektskeletts. Zool. Jb., Anat. 50, 219 (1928). — Morison, G. D.: Muscles of the adult honey bee. Quart. J. microsc. Sci. N. s. 71, 397 (1928). — Paillot, A. et R. Noël: Sur l'origine des pigments dans les cellules hypodermiques de *Pieris brassicae*. C. r. Soc. Biol. Paris 95, 1372 (1926). — Pictet, A.: Recherches expérimentales sur les mécanismes du Mélanisme et de l'Albinisme chez les *Lépidopteres*. Mém. Soc. Sci. physique Hist. Nat. Genève 37, 111 (1912). — Poisson, R.: Sur un processus particulier d'élimination des produits uriques chez certains *Hémipteres*. Bull. Soc. zool. France 50, 116 (1925). — Raper, H. S.: Tyrosinase. Erg. Enzymforsch. 1, 270 (1932). — Reichelt, M.: Schuppenentwicklung und Pigmentbildung auf den Flügeln von *Lymantria dispar* unter besonderer Berücksichtigung des sex. Dimorphismus. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 3, 477 (1925). — Schlottke, E.: Über die Variabilität der schwarzen Pigmentierung und ihre Beeinflußbarkeit durch Temperaturen bei *Habrobracon juglandis* Ashmead. Z. vergl. Physiol. 3, 692 (1926). — Einfluß verschiedener Sauerstoffkonzentrationen auf die Pigmentierung von *Habrobracon juglandis*. Z. vergl. Physiol. 20, 370 (1934). — Schmidt, W. J.: Studien am Integument der Reptilien. I. Die Haut der Geckoniden. Z. Zool. 101, 139 (1912). — Die Bausteine des Tierkörpers im polarisierten Licht. Bonn 1924. — Schöpf, C. u. E. Becker: Über das Vorkommen der Pterine in Wespen und Schmetterlingen und über einige neue Beobachtungen am Leukopterin und Xanthopterin. Liebigs Ann. 507, 266 (1933). — Über neue Pterine. Liebigs Ann. 524, 49 (1936). — Schöpf, C. u. H. Wieland: Über das Leukopterin, das weiße Flügelpigment der Pieriden. Ber. dtsh. chem. Ges. 59, 2067 (1926). — Schulze, P.: Über Beziehungen zwischen pflanzlichen und tierischen Skelettsubstanzen und über Chitinreaktionen. Biol. Zbl. 42, 388 (1922). — Schwanwitsch, B. M.: On the ground-plan of wingpattern in Nymphalids and certain other families of the *Rhopaloceros* *Lepidoptera*. Proc. zool. Soc. Lond. 1924, 509. — Solowiow, P.: Zur Pigmentbildung bei den Schmetterlingen. Z. Insektenbiol. 2, 328 (1906). — Standfuss, M.: Handbuch der paläarktischen Großschmetterlinge. Jena 1896. — Süffert, F.: Morphologie und Optik der Schmetterlingsschuppen, insbesondere die Schillerfarben der Schmetterlinge. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 1, 171 (1924). — Morpho-

logische Erscheinungsgruppen in der Flügelzeichnung der Schmetterlinge, insbesondere die Querbindenzeichnung. Roux' Arch. **120**, 299 (1929). — **Tower, W. L.**: The development of color and color patterns of *Coleoptera*. Decennial Publ. Univ. Chicago, I. s. **10**, 33 (1903). — **Tschesche, R.** u. **H. J. Wolf**: Über den Ziegenmilch-anämiefaktor von Rominger und Bomskov. Hoppe-Seylers Z. **244**, I (1936). — **Urech, F.**: Über Eigenschaften der Schuppenpigmente einiger Lepidopteren-Species. Zool. Anz. **15**, 299 (1892). — Beiträge zur Kenntnis der Farbe von Insektenschuppen. Z. Zool. **57**, 306 (1894). — **Verne, J.**: Les pigments dans l'organisme animal. Encyclop. Scientifique. Paris 1926. — **Voinow, V.**: La pigmentogenèse chez les larves de Simulium. Archives de Zool. **67**, 223 (1928). — **Weber, H.**: Der Thorax der Hornisse. Zool. Jb., Anat. **47**, 1 (1926). — Lehrbuch der Entomologie. Jena 1933. **Wieland, H., H. Metzger, C. Schöpf** u. **M. Bülow**: Über Leukopterin, das Flügelpigment der Kohlweißlinge (Pieriden). II. Liebigs Ann. **507**, 226 (1933). — **Wieland, H.** u. **C. Schöpf**: Über den gelben Flügelfarbstoff des Zitronenfalters. Ber. dtsh. chem. Ges. **58**, 2178 (1925). — **Wigglesworth, V. B.**: Uric acid in the *Pieridae*. Proc. roy. Soc. Lond. B **97**, 149 (1925). — The physiology of the cuticle and of ecdysis in *Rhodnius prolixus* (Triatomidae, Hemiptera) with special reference to the function of the oenocytes and of the dermal glands. Quart. J. microsc. Sci. N. s. **76**, 269 (1933). — Insect Physiology. London 1934. — **Winterstein, H.** u. **G. Stein**: Fraktionierung und Reindarstellung organischer Substanzen nach dem Prinzip der chromatographischen Adsorptionsanalyse. Hoppe-Seylers Z. **220**, 247 (1933). — **Zander, E.**: Der Bau der Biene. Stuttgart 1911. — **Zimmermann, K.**: Studien über individuelle und geographische Variabilität paläarktischer *Polistes* und verwandter Vespiden. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **22**, 173 (1931).

(Aus dem Deutsch-Italienischen Institut für Meeresbiologie zu Rovigno d'Istria.)

BEOBSACHTUNGEN ÜBER PAARUNGSBIOLOGIE UND SOZIALES VERHALTEN VON MAUEREIDECHSEN.

Von

GUSTAV KRAMER.

Mit 1 Textabbildung.

(Eingegangen am 20. Januar 1937.)

Inhalt.	Seite
Die Tiere und ihre Haltung	752
Studierte Reaktionen und ihre allgemeine Bedeutung	753
Die Imponierhaltung	754
Das Treteln	754
Einige andere Bewegungen	755
Das Verhalten gleichgeschlechtiger Artgenossen untereinander	756
Das Kämpfen der Männchen	756
Das Verhalten der Weibchen untereinander	762
Das Verhalten junger Eidechsen und allgemeines über den Kampftrieb .	763
Das Verhalten der beiden Geschlechter zueinander innerhalb und außerhalb der Paarungszeit	765
Die Paarung und ihr Vorspiel	765
Das Verhalten der Geschlechter zueinander außerhalb der Paarungszeit und die Problematik der Paarungseinleitung	768
Die periodische Paarungsbereitschaft der Weibchen	770
Die Unterscheidung der Geschlechter	772
Die Rolle des roten Bauches	773
Andere Merkmale bei der Unterscheidung des Geschlechts	776
Die LORENZschen Paarbildungstypen, die Beobachtungen von NOBLE und BRADLEY und das Verhalten der Mauereidechsen	778
Das persönliche Erkennen des Artgenossen und die Duldungsfreundschaften	780
Die teilweise Beschränkung der Reaktionen auf Artgleiche	781
Zusammenfassung	782
Schrifttum	783

Die Tiere und ihre Haltung.

Die Eidechsen, an denen die nachstehend mitgeteilten Beobachtungen angestellt worden sind, gehören fast ausschließlich der Art *Lacerta melisellensis* BRAUN (= *L. fiumana* WERNER) an, also einer der beiden „grünen Mauereidechsen“. In nächster Linie wurde auch *Lacerta sicula* RAFINESQUE (= *L. serpa* RAF.) herangezogen. Die weitgehende Gleichartigkeit des Verhaltens dieser beiden ja auch morphologisch sich sehr nahestehenden Arten sei im voraus angemerkt. Dagegen scheint *Lacerta muralis* (LAURENTI), die „graue Mauereidechse“, etwas abzuweichen, ohne daß ich mich wegen der Spärlichkeit meiner diesbezüglichen Beobachtungen genauer darüber äußern könnte. Wenn künftighin die Art nicht ausdrücklich angegeben ist, so handelt es sich stets um *L. melisellensis*.

Der Kürze halber ist meist von „*L. mel.*“ und „*L. sic.*“ die Rede.

Das wichtigste *L. mel.* betreffende Beobachtungsmaterial lieferten meine Stammeidechsen, die gleichzeitig zu Zuchtzwecken dienen. Ein Teil der Tiere bleibt also während der ganzen Beobachtungsdauer (Anfang März bis Anfang November 1936) gleich. Vielerlei Versuche konnten oder mußten jedoch auch unter Zuhilfenahme von nur vorübergehend eingebrachten Tieren angestellt werden. Es wurden Exemplare verschiedener (nichtgeographischer) Varianten benutzt. Nachstehend gebe ich ein Verzeichnis der öfter im Text auftretenden Tiere nebst einigen kurzen Auskünften darüber (alle die jetzt genannten Tiere gehören der Art *L. mel.* an).

♂ 1. Starkes Männchen mit karminroter Unterseite und kräftiger Zeichnung. Geboren vor 1935. Von Beginn der Beobachtungen bis 20. 5., wo es entkommt.

♂ 2. Etwas schwächer als ♂ 1, auch vor 1935 geboren; mit orangegelber Unterseite. Von Anfang bis Ende der Beobachtungen, wird jedoch am 5. 7. kastriert.

Ol ♂ 1. Sehr starkes älteres Männchen vom „*olivacea*“-Typ, dem jede dunkle Zeichnung fehlt. Unterseite orange. Von Beginn bis Schluß der Beobachtungen.

Br. ol ♂: Ziemlich schwaches Stück vom Olivaceatyp, zugleich einfarbig braun, also ohne jedes Grün. Unterseite Hellrosa. Wächst zu Beginn der Beobachtungen noch etwas, Geburtsjahr also 1935. Ab Anfang Mai bis Ende der Beobachtungen.

Weißb. ol ♂: Grünes Olivacea-Männchen mit weißer Unterseite. Mittelstarkes Tier, das zu Beginn der Beobachtungszeit noch deutlich wächst. Geburtsjahr 1935. Mitte April bis Ende der Beobachtungen.

Br. ♀ 1: Braunes Weibchen vom gezeichneten Typ, das in den ersten Frühlingsmonaten zu bedeutender Größe heranwächst. Geburtsjahr 1935. Ab Beginn der Beobachtungen bis Ende Juli, wo es entkommt.

* Altes ♀. Schwach gezeichnetes, grünes Tier. Geburtsjahr vor 1935. Ab Anfang April bis Ende der Beobachtungen.

Br. ol ♀. Braunes Weibchen vom Olivaceatyp, wohl vor 1935 geboren. Ab Ende April bis Schluß der Beobachtungen.

Es sei noch bemerkt, daß sowohl *L. mel.* als auch *L. sic.* in weniger als einem Jahre zur Geschlechtsreife heranwachsen. Spät im Jahre geborene Jungtiere wachsen sich dann erst im Frühling des folgenden Jahres aus und kommen entsprechend verspätet und abgekürzt zur Fortpflanzung.

Diese Eidechsen werden nicht in den üblichen, verglasten Terrarien gehalten, sondern in Kästen aus Holz oder Eternit mit einer Grundfläche von 50×100 cm und einer Wandhöhe von 30—35 cm. Die obere Hälfte der Wandhöhe ist entweder sorgfältig lackiert oder mit Blech ausgekleidet, so daß den Insassen das Hochklettern unmöglich gemacht ist. 6 derartige Becken stehen breitseits aneinander, auf der unbedeckten Terrasse des Instituts den größten Teil des Tages der Sonne ausgesetzt und allen klimatischen Einflüssen zugänglich. Bei der Inneneinrichtung wird auf alle Bedürfnisse, aber auch auf möglichste Übersichtlichkeit Rücksicht genommen. Vor den Schmalseiten sitzend, kann man 3 oder auch mehr Becken gleichzeitig überschauen. Ich halte diese Art der Haltung für die vorteilhafteste, erstens aus klimatischen Gründen, und dann auch, weil die Glasscheibe von der Eidechse wenigstens anfangs nicht „verstanden“ wird und zu Aufmerksamkeit beanspruchen-dem Entlanglaufen mit Durchbruchversuchen Anlaß gibt.

Studierte Reaktionen und ihre allgemeine Bedeutung.

Zur Vermeidung der Schwierigkeit, daß das Deskriptive über die Verhaltensweisen die Darstellung der Zusammenhänge störe, nehme ich den größten Teil der Beschreibung der Bewegungstypen nebst grober Umreißung ihrer Bedeutung vorweg, wobei letztere nur soweit berührt

werden soll, daß dem Beschriebenen sein Platz für die zukünftige Benutzung angewiesen wird. Den Begattungsvorgang und das Kämpfen begreife ich hierunter nicht ein. Dagegen finden einige in unserem Zusammenhang nebensächliche Reaktionen Berücksichtigung, nicht zuletzt zur Differentialdiagnose des Wichtigen.

Die Imponierhaltung.

Mit dieser von HEINROTH übernommenen Bezeichnung ist hier jene Besonderheit des Benehmens gemeint, aus der man (nach Kenntnis vorausgegangener Fälle) das Bestreben ersehen kann, sich die Überlegenheit über andere Artgenossen zu sichern. Dies kann im kämpferischen Sinne sein, oder aber, nur im Falle des Männchens, Begattungsabsicht ausdrücken. Bis zu einer späteren genaueren Besprechung (S. 769/70) muß diese zweite Alternative vorläufig in dieser Form hingenommen werden.

Die imponierende Eidechse richtet sich auf den steil gestellten Vorderbeinen auf, neigt die Schnauze zum Boden, so daß die Haltung eines beigezäumten Pferdes entsteht, bläht die Kehle auf und flacht den ganzen Rumpf, besonders im Brustabschnitt, seitlich ab, so daß der Querschnitt schmal und hoch, die Seitenansicht breit wird. In dieser Haltung wird im ausgeprägten Fall langsam, etwas ruckweise, auf den Gegner bzw. Partner zugeschritten. Dies geschieht nicht auf kürzestem Wege, sondern in gekrümmter Bahn, wobei der Imponierende etwa auf die Flanke des Angegangenen trifft, falls dieser am Ort geblieben ist. Beim Schreiten wird die Körperachse nicht in Fortbewegungsrichtung gehalten, sondern sie weicht kopfseits etwas nach außen ab. Diese Art der Annäherung bewirkt, daß dem Angegangenen die Breitseite gezeigt wird. Das Prinzip des Sichgroßmachens ist ein Bestandteil wohl aller Imponierhaltungen, die man kennt. Die Darbietung der Breitseite im besonderen wird von anderen Eidechsen noch ausgeprägter geübt (NOBLE und BRADLEY), desgleichen von Fischen (LISSMANN, LORENZ).

Mit der Abflachung und dem Kehlblähen ist in der Regel bei den Männchen von *L. mel.* noch ein anderer Effekt verbunden: Die gelbe oder rote Unterseite, vordem nur in der Kopffregion gut sichtbar, leuchtet auch an Brust und Bauch hervor.

Das Treteln.

Mit diesem Wort, das ich aus meinen Aufzeichnungen übernehme, benenne ich jene Bewegungsweise, die, genau reziprok dem Imponieren, das Ausweichen eines Artgenossen einem anderen gegenüber ankündet oder begleitet. Die tretelnde Eidechse richtet ihren Kopf wie eine Kompaßnadel auf die herannahende und bewegt ihn schnell ruckweise auf und ab. Gleichzeitig schlagen die Vordergliedmaßen in schnellem Takt auf den Boden. In flüchtiger Ausführung kann diese Gruppe von Be-

wegungen auch verstümmelt werden. Es kann zum Beispiel, wenn das eine Vorderbein gerade zum Aufstützen nottut, nur mit dem anderen getretelt werden, ja, bei der schon davoneilenden Eidechse kann die Beinbewegung überhaupt eingespart werden und nur ein Kopfnicken erhalten bleiben.

Entsprechend der Erwähnung, daß das Treteln dem Imponieren reziprok ist, wird es sowohl vom bedrohten Artgenossen gebracht als auch vom Weibchen, dem ein Männchen in Begattungsabsicht naht. Männchen zeigen es nie so ausgeprägt. Ganz selten beißt eine tretelnde Eidechse auch zu, jedoch in ausgesprochen defensiver Art und Weise; doch habe ich das nur in einem Fall, und zwar bei *L. agilis* beobachtet.

Außer von *L. mel.*, *sic.* und *agilis* kenne ich das Treteln noch von *L. viridis*. Auch GLÜCKSELIG scheint es bei *viridis* gesehen zu haben, KLINGELHÖFFER beschreibt es von *agilis* genauer. Nach PERACCA scheint es bei *Iguana tuberculata* etwas nicht nur dem Bewegungsablauf, sondern auch der Bedeutung nach Ähnliches zu geben.

Einige andere Bewegungen.

Es gibt ein zierliches Winken mit einem oder beiden Vorderbeinen, das äußerlich mit dem Treteln Ähnlichkeit hat. Der Erscheinung nach unterscheidet es sich dadurch, daß niemals eine Kopfbewegung dazutritt. Der Bedeutung nach fällt seine soziale Nebensächlichkeit schon dadurch auf, daß es auch von ganz allein befindlichen Eidechsen geübt wird. Auch das residierende Männchen, das in seinem Bereich keine Eidechse zu fürchten hat, übt dieses Winken. Man sieht es zum Beispiel im Augenblick des Haltmachens auf einem eben erkletterten Stein und in ähnlichen Lagen des Zögerns; auch beim Sichzurechtrücken auf warmem Boden.

Zu erwähnen ist ferner das Schwanzschlagen von verängstigten oder auch sonst hoch erregten Eidechsen. Man sieht es z. B. bei vom Menschen oder von Artgenossen verfolgten Tieren in Pausen der Hatz; gegenüber einem Stock oder der menschlichen Hand, die, zunächst für unschädlich gehalten, der Eidechse durch stetes Nachrücken unheimlich zu werden beginnen. Ganz besonders häufig zeigen es junge Eidechsen, z. B. beim langsamen, gespannten Anschleichen einer Fliege, und am unfehlbarsten und ausgeprägtesten beim vorsichtigen Angehen einer in Abwehrstellung verharrenden Gottesanbeterin bis auf Züngelentfernung. Das Schlagen erfolgt in der Horizontalebene und kann von verschiedener Amplitude sein, vom schnellen Zittern angefangen bis zum ringelnden Peitschen. Es beginnt basal und setzt sich nach außen in gleitenden Wellen fort. — Man kann sich gut vorstellen, daß das Schwanzschlagen jener Echsen, die es zur Verteidigung gebrauchen, aus ähnlichen Anfängen hervorgegangen ist.

Wegen einer oberflächlichen Ähnlichkeit mit der Imponierhaltung sei noch bemerkt, daß eine durch Strahlung angewärmte Eidechse, die in schattige Bezirke überwechselt, stelzbeinig wie ein Krokodil läuft. Umgekehrt ist sie auf warmem Boden bestrebt, den Bauch fest aufzulegen, oft unter Hochheben aller 4 Gliedmaßen.

Das Verhalten gleichgeschlechtiger Artgenossen untereinander.

Das Kämpfen der Männchen.

Bald nachdem ich im zeitigen Frühjahr die erste Männchengesellschaft zusammengestellt hatte, begannen die ersten Raufereien. Ein starkes Tier begann die Imponierhaltung zu zeigen und dem bedrohten Käfiggenossen, der regelmäßig unter Treteln wich und das Weite suchte, nachzujagen. Der Bedrohte „verstand“ also die Imponierhaltung. Die Hatz in einem mit mehreren Männchen besetzten Becken läuft etwa so ab: Schon im noch unvollkommen warmen Zustand — die Märznächte können noch richtig kalt sein und die Strahlung ist morgens mäßig intensiv — marschiert das Tier, welches von nun an als „Tyrann“ bezeichnet wird, auf ein beliebiges anderes Männchen in Imponierhaltung zu. Ist der Tyrann bedrohlich nah, so beginnt dieses hastig zu treteln und davonzueilen, jener jagt nach. In vielen Fällen gelingt das Einholen des Verfolgten schnell, dank den Ecken, die dem Verfolger eine Wegabkürzung erlauben. Der Tyrann faßt also in diesem Fall zu, hält den gerade erwischten Körperteil fest und beginnt den Gegner heftig abzuschütteln. Hat der Ergriffene genügend Bewegungsfreiheit, so beißt er zurück und der Waffengang wird unter Umständen vorläufig beendet. Es kann auch zu längerem Verbeißen kommen. Gelingt dem passiven Tier die Flucht, so ist das für den Tyrannen meist das Signal zur erneuten Verfolgung. Während der Hatz stieben nun auch andere Käfiginsassen, an denen die Jagd vorbeieilt, davon, und es kann vorkommen, daß der Verfolger einen anderen Flüchtling oder aber auch ein bisher ruhig daliegenderes Tier, an das er gerade gerät, aufs Korn nimmt. Von Pausen unterbrochen, die schon durch die Ermüdung des Verfolgers, der ja immer derselbe bleibt, bedingt sind, kann dieser Betrieb über die ganze Aktivitätsperiode des Tages währen. Praktisch ist es allerdings so, daß von einem bestimmten Grad der Heftigkeit der Tyrannei ab die passiven Tiere sich nicht mehr aus ihren Verstecken hervortrauen, oft freilich auch dort noch aufgestöbert und hervorgehetzt werden. Denn es ist bezeichnend für das Tyrannmännchen, das sich noch in der Erregung vorausgegangener Kämpfe befindet, vielleicht auch den Gegner noch wittert, daß es häufiger und unruhiger das Gebiet abläuft als gewöhnlich.

Es sei besonders betont, daß nur ein Männchen tyrannisiert, und daß alle andern Männchen des Käfigs Ziel seiner Kampfwt sind.

Das Schütteln des Kampfgegners wie auch der Beute ist nicht nur bei Reptilien, sondern auch bei Vögeln und Säugern weit verbreitet. Es ist

von einer Wirksamkeit, die daraus hervorgehen mag, daß ♂ 2 (zur Zeit, als es schon kastriert war, was aber hier nichts zur Sache tut) einem vielleicht um etwas schwächeren Stück, das ihm zu Versuchszwecken beigegeben war, die Halswirbelsäule brach. Es ist das einer von den selteneren Fällen, in denen ein tyrannisiertes Männchen wirklich im Zweikampf umgebracht wurde; häufiger zieht sich der Verfolgte, durch Bisse schon geschwächt, in ein Versteck zurück, in dem er dann an seinen Wunden und Entkräftung eingeht. Bei genügend warmem Wetter würde ich höchstens einem meiner 5 Stamm Männchen, nämlich br. ol ♂, eine fremde männliche Eidechse gleicher Art beigegeben können, ohne ihr binnen 3 Tagen den Tod vorauszusagen. Bei den gewöhnlichen Prüfungen des Kampftriebs wird natürlich das passive Versuchstier aus dem Käfig des Tyrannen entlassen, sobald letzterer die ersten Beweise seiner Rauflust gegeben hat.

Es ergibt sich aus der Verfolgung, daß der Schwanz des Verfolgten in großer Gefahr ist, ergriffen zu werden. In der Tat kaut und schüttelt der Verfolger oft genug daran herum, jedoch kommen verhältnismäßig auffallend wenige Schwanzbrüche vor. Das ist wohl darauf zurückzuführen, daß die vom artgleichen Verfolger gehetzte Eidechse nie in das hohe Erregungsstadium gerät, das zur Vorbereitung der Autotomie notwendig ist. In Freiheit, bei der Möglichkeit des geradlinigen Flüchtens aus dem Gebiet des Verfolgers, dürften die Kämpfe ja kaum je wirklich lebensgefährlich werden. Immerhin mögen sich draußen relativ mehr Brüche ereignen als im Käfig, weil der Verfolger ohne Ecken viel mehr in die Lage kommen wird, den Schwanz als nächstes zu fassen. Während der ganzen Beobachtungsdauer sind mir nur 3 Schwanzbrüche vorgekommen, in zweien dieser Fälle wurde das verstümmelte Tier tot aufgefunden. In keinem Fall wurde der Schwanz etwa aufgefressen. — Es sei hier bemerkt, daß man die meisten Regeneratschwänze in Freiheit in unmittelbarer Nähe menschlicher Ansiedlungen findet, was nur auf Katzen, Hunde und Kinder zurückzuführen ist. Von Inselverhältnissen sei dabei abgesehen.

Flucht reizt zur Verfolgung. Ich habe mehrfach gesehen, daß der Tyrann, des Kämpfens offenbar müde, sich gegenüber einem seiner Unterdrückten zur Ruhe anschickte und dann, durch sein tretelnd kehrtmachendes Gegenüber gleichsam fortgezogen, doch wieder zur Verfolgung aufbrach.

Es könnte aus dem bisherigen hervorgehen, daß das Kämpfen nur dann in Gang kommt, wenn der durch Imponierhaltung Bedrohte weicht; das ist nicht der Fall. Unter gewissen Umständen und im Falle besonders mutiger Veranlagung wird dem Angreifer die Imponierhaltung in seinem eigenen Bereich erwidert. Gerade in solchen Fällen kommt es zu den allerhärtesten und verbissensten Raufereien, da von beiden Seiten aggressiv vorgegangen wird und zwischenliegende Verfolgungspausen

wegfallen. Man beobachtet dabei die extremsten Imponierhaltungen, außerdem eine gewisse Phase lauender Kampfunterbrechung, in der beide Kämpfer sich die aufgerissenen Rachen entgegenhalten. Dabei wird der Kopf tief an den Boden gedrückt, wohl zum Schutz von Brust und Vorderbeinen; da anderseits der Rumpf vom Boden abgehoben und extrem abgeplattet ist, entsteht eine eigentümlich katzbucklige Stellung.

Sehr schwach ausgeprägte Imponierhaltung, unter Umständen auf einfaches Kehlblähen beschränkt, beobachtet man in den Fällen, in denen es beispielsweise gilt, einen schon flüchtenden Gegner einzuholen. Oft beobachtet man dabei überhaupt nichts Besonderes an der Haltung.

Oben wurde schon gesagt, daß im Käfig mit mehreren Insassen ein einziges Männchen aufsteht, das alle anderen tyrannisiert. Im folgenden sei die Rangordnungsfrage genauer behandelt.

Von sozialen Vögeln und Säugern ist ja bekannt, daß die Gliederung der Gemeinschaften so weit geht, daß selbst bei großer Kopfzahl jedes Mitglied seine bestimmte Rangstellung zwischen einem nächsthöheren und einem nächsttieferen einnimmt. Beobachtet man die zusammengesperrten Eidechsenmännchen, von denen man ja von vornherein weiß, daß sie nur durch Außenumstände zusammengehalten werden, so stellt sich folgendes einfache Verhältnis heraus: Der Tyrann unterdrückt alle; jeder von den Unterdrückten fürchtet nicht nur den Tyrannen, sondern jede andere im Käfig vorhandene Eidechse. Das geht so weit, daß selbst hinzugebrachte Weibchen oder halbwüchsige Männchen Ausweichen verursachen. Man sieht, daß die Imponierhaltung nach ein paar gemachten Erfahrungen keineswegs mehr das allein Maßgebende für die Fluchtreaktion ist, denn es wird ja jede zufällig des Wegs kommende Eidechse gefürchtet. Im allgemeinen ist es dann so, daß die ruhig liegende Eidechse der herannahenden ausweicht. Sie macht je nach des Ortes Gelegenheit kehrt, schlüpft am vermeintlichen Angreifer vorbei oder springt auch über ihn hinweg. Oft prallen auch von 2 aufeinander Zulaufenden alle beide zurück.

Insofern bei mehreren zusammengesperrten Männchen nur ein einziger Sieger und eine unter sich nicht weiter gestufte Anzahl Besiegter zu unterscheiden ist, verhielten sich die Stichlinge WUNDERS ebenso. In Becken mit genügender Raumfreiheit können dann mehrere Stichlingsmännchen je ein Territorium gründen; bei meinen Eidechsen war das nicht möglich, weil ihre natürlichen Raumansprüche an die Art der Haltung ganz andere Anforderungen stellen würden.

Im Herbst stellte ich eine weitere, größere Gesellschaft frisch gefangener Männchen zusammen, die nach Ausscheiden eines fast sofort sich erhebenden Tyrannen unter sich tagelang indifferent blieb. Das eines Tages zu beobachtende nervöse Treteln und Ausweichen untereinander

ließ das Vorhandensein eines neuen Tyrannen auch in seiner vorläufigen Abwesenheit erkennen. Als ich ihn dann erkannt und isoliert hatte, blieb das ängstliche Gebahren der Unterdrückten noch eine Zeitlang bestehen.

Aus diesem Mangel einer Rangordnung hatte ich anfangs auf ein gänzliches Fehlen der Fähigkeit des Unterscheidens von Individuen sowie Abwesenheit sozialer Elemente im Verhalten geschlossen. Beide Annahmen stellten sich im weiteren als falsch heraus, worüber in einem späteren Abschnitt (S. 780) zu berichten sein wird.

Die Eignung zum Tyrannen ist nach meinen Erfahrungen ohne deutlichen Zusammenhang mit der Größe und Buntheit eines Männchens. Zwar war bei der Frühjahrsgesellschaft der erste Tyrann das stärkste Männchen von allen, nach dessen Entkommen der nächste aber höchstens gleich stark mit einem der übrigen Tiere. Bei der Herbstgesellschaft war das erste Stück, das sich erhob, das schäbigste, klein und mit blaßrosa Bauch. Das nächste war unter 12 mittelstark und von verhältnismäßig unscheinbarer Bauchfarbe.

Ich beschreibe nun das weitere Schicksal der Frühjahrsgesellschaft. Wir hatten sie verlassen bei der Erhebung eines zweiten Tyrannen nach dem Entkommen des ersten. Dieser zweite war ♂ 1. Unter seiner Herrschaft befanden sich 4 andere Männchen, von denen das schwächste zur Erhaltung seines Lebens bald herausgenommen werden mußte. Die 3 übrigen wurden jetzt in einen anderen Behälter gesetzt; sie trugen alle einige Schrammen, insbesondere eines mit einer ernsthaften Wunde an der Hüfte war recht matt, fraß aber, und begann, noch nicht 2 Tage nach der Umsetzung, die beiden anderen anzugreifen. Dieser neue Tyrann war ♂ 2. Die beiden Unterdrückten kamen wieder in einen neuen Käfig, und bereits am nächsten Tag setzte das sehr kräftige ol ♂ 1 dem restlichen Tiere in gefährlicher Weise zu. Dieses letzte Männchen, das ja nacheinander die Gewaltherrschaft von 3 anderen über sich ergehen lassen mußte, erholte sich nicht mehr. Bereits am Tag nach Beginn der Mißhandlungen von ol ♂ 1 nahm ich es, dem Tode nahe, aus seinem Versteck heraus.

Aus diesem Bericht geht hervor, daß potentiell wohl jedes erwachsene Männchen zum Tyrannen werden kann. In der Folge hat sich das noch öfter bestätigt. Eine einzige Ausnahme stellt ein Ende April eingebrachtes Stück dar, das nach etwa einer Woche Aufenthalt in seinem Behälter gegen ein zugebrachtes anderes Männchen kein einziges Mal Imponierverhalten zeigte, vielmehr, als dieses aggressiv wurde, sofort die Flucht ergriff. Bei längerer Eingewöhnungszeit würde sich das vielleicht noch geändert haben.

Rufen wir uns jetzt ins Gedächtnis zurück, in welcher Reihenfolge sich die Männchen jener Frühjahrsgesellschaft zur Tyrannei erhoben: Abgesehen vom allerersten Tier, das wir beiseite lassen, biß ♂ 1 zuerst die

übrigen 3, von diesen ♂ 2 die beiden anderen, zum Schluß ol ♂ 1 das letzte Tier, das dann ausschied. 4 Tage, nachdem das verwundete ♂ 2 die ersten Angriffe auf die 2 anderen Männchen gezeigt hatte, kommt ♂ 1 zu ihm in den Käfig, jene Eidechse also, aus deren gefährlicher Umgebung es erst vor weniger als 6 Tagen errettet wurde. ♂ 2 nimmt seinen alten Tyrannen sofort an, der gibt bei den ersten Angriffen die Imponierhaltung ohne Ausweichen zurück, bleibt jedoch schließlich vor den schnell sich wiederholenden Angriffen des ♂ 2 im Nachteil. — Das eben in seinem eigenen Territorium überlegen gebliebene ♂ 2 kommt dann sofort zu dem noch vor 4 Tagen von ihm selber mißhandelten ol ♂ 1, dem es in ähnlicher Weise unterliegt wie einige Minuten früher ♂ 1 ihm selber. Jedoch unterliegt es schneller und gründlicher, weil diesmal die Kräfteverteilung etwa gleich ist, während sie vorher das unterlegene ♂ 1 begünstigt hatte. ♂ 2 kommt nun sofort in einen neuen Käfig, in dem es unter dem frischen Eindruck seiner Niederlage vor einem unausgewachsenen Männchen tretelt, das, auch neu und verängstigt, seinerseits selber ausweicht. Wieder wird ♂ 2 gleich weiter umgesetzt, und zwar zurück in seinen alten Käfig, in dem es 20 Min. vorher ♂ 1 besiegt hatte. Dies letztere ist inzwischen an der Stätte seiner Niederlage verblieben und empfängt das hinzukommende ♂ 2 sofort mit Angriff, dem letzteres weicht.

Man kann also, unabhängig von der primären Kampfveranlagung der Tiere und sogar gegen sie, ganz verschiedene Gruppierungen zwischen Siegern und Unterlegenen herstellen. Als beeinflussende Faktoren erweisen sich die Eingesessenheit im Territorium und der Ausgang vorausgegangener Kämpfe. Im Laufe der Beobachtungszeit habe ich sehr viele Um- und neue Zusetzungen neuer Tiere vorgenommen und kann jetzt das Ergebnis, soweit die mir bekannten Tiere dabei beteiligt sind, mit ziemlicher Sicherheit voraussagen. Frisch gefangene Tiere weichen dem Angriff der Stammtiere mit fast völliger Sicherheit aus, wenn auch vielleicht erst nach den ersten Kampfscenen. Bei Umsetzungen der Stammtiere untereinander geht der Grad der Entwurzelung nicht so weit, wobei die Ähnlichkeit der Käfige eine Rolle spielen mag. So ist zum Beispiel br. ol ♂ zwar jedem Fremdling gewachsen, wird jedoch wohl von allen anderen Käfigmännchen in seinem eigenen Gebiet abgedrängt, obwohl ich das wegen seines Wertes als Zuchttier noch nicht bis zum Letzten versucht habe. — Das Umsetzen und Anfassen der Tiere an sich ruft natürlich auch einige Verwirrung hervor, jedoch nur sehr kurz dauernder Art. Eine eben freigelassene Eidechse benimmt sich in heimischer Umgebung sehr bald, oft auch sofort, wieder ruhig. Von Kontrollwert sind hier diejenige Fälle, in denen nicht das eingesessene, sondern das hinzugekommene Tier die Oberhand behält (br. ol ♂).

Die stärkende Wirkung der Eingesessenheit im eigenen Territorium hat neuerdings EVANS an *Anolis* dargestellt. Es ist dies ein Sachverhalt, der wohl in der ganzen Tierreihe bis hinauf zum Menschen mit der Behaup-

tung eines Reviers einhergeht¹. Die tatsächliche Reviertreue unserer Eidechsen in Freiheit ergänzt die Feststellungen unter Gefangenschaftsverhältnissen.

Es wird die ganze warme Jahreszeit über gekämpft. Eine quantitative Abhängigkeit von der Saison ist trotzdem festzustellen. An den dauernd residenten Tieren hatte diese Beobachtung nicht gemacht werden können, denn sie sind auch jetzt, Anfang November, noch in Stimmung, jeden Eindringling anzugreifen und womöglich umzubringen. Dagegen zeigte sich bei einer im September zusammengestellten Männchengesellschaft, daß die Kampflust sehr beschränkt war. Unter den 5 anfänglichen Mitgliedern fand sich ein Kämpfer, nach dessen Isolierung der Friede wochenlang wiederhergestellt war. Erst als der Bestand auf 12 aufgefüllt wurde, erhob sich ein neuer Tyrann, nach dessen Beseitigung die Ruhe endgültig anhielt.

Daß es sich bei dieser Herabsetzung des Kampftriebes nicht um eine einfache Abhängigkeit von der Temperatur handelt, geht schon daraus hervor, daß es im Oktober nicht kälter ist als im März. Außerdem kann man Kämpfe (wie übrigens auch Begattungen) beobachten, die wegen der weit unteroptimalen Temperatur in zeitlupenmäßig verlangsamtem Tempo zum Austrag kommen.

Ich habe mit *L. sicula* ähnliche Versuche angestellt, die im wesentlichen das gleiche zeigten. Vielleicht kämpft *L. sic.* nicht ganz mit der Heftigkeit wie *L. mel.* Bei diesen Tieren, die einer Population der nahegelegenen Insel Figarola angehörten, begann die Paarungszeit um etwa einen Monat später als bei den *mel.*, und vor dieser Zeit wurde auch nicht gekämpft. Hier wird also der Zusammenhang mit der Brunst deutlicher. Aus der Beschreibung des Verhaltens von *L. agilis* durch KLINGELHÖFFER scheint hervorzugehen, daß dort die Kämpfe völlig auf die Paarungszeit, vielleicht sogar auf Zusammentreffen zweier Männchen unmittelbar bei vorgehabter Begattung beschränkt sind, so daß sie den Charakter von Eifersuchthändeln annehmen. Ganz anders scheint es bei einem Teil der von NOBLE und BRADLEY beobachteten Arten zu sein. Von dem Tejiden *Cnemidophorus sexlineatus* wird ausdrücklich bemerkt, daß an Tagen, an denen Begattungsabsichten beobachtet wurden, keine Kämpfe stattfanden und umgekehrt.

Die Unverträglichkeit der Eidechsen untereinander — wir werden im nächsten Abschnitt sehen, daß das für Männchen Gesagte in gewissem Umfange auch für die Weibchen Geltung hat — wird natürlich ihre Konsequenzen hinsichtlich der Siedlungsdichte haben, soweit hier nicht, wie auf Inseln, räumliche Schranken bestehen. Ich habe nun bei *Lacerta muralis*, von der ich immerhin einige Stücke wochenlang unter Augen hatte, nur einmal ein schwaches Kehlblähen von seiten eines Männchens

¹ Bei Singvögeln wurden diese Zusammenhänge besonders eingehend von HOWARD, bei Stichlingen von WUNDER behandelt.

einem anderen gegenüber gesehen, niemals ausgeprägte Imponierhaltung oder gar Beißereien. Damit würde übereinstimmen, daß *L. muralis* im Gegensatz zu *sic.* und *mel.* an Orten günstiger Nahrungsverhältnisse — hierzulande z. B. Abfallplätze — wirklich massenhaft anzutreffen ist. Man kann dann auch an den freilebenden Tieren Gruppierungen feststellen, die wenigstens für eingesessene Tiere von *mel.* und *sic.* ganz unvorstellbar wären, z. B. ganz ruhiges Bei- oder gar Übereinanderliegen zweier oder mehrerer Männchen in der Sonne.

Das Verhalten der Weibchen untereinander.

Als ich zu dem ersten Weibchen (br ♀ 1), das isoliert gehalten worden war, 2 neue Eidechsen gleichen Geschlechts setzte, wurden diese in ausgesprochener Imponierhaltung empfangen. Es kam gelegentlich auch zu einer kurz dauernden Verfolgung, wenn auch ohne Beißerei. Die beiden zugekommenen Weibchen erwiderten damals mit Imponieren von geringer Ausgeprägtheit (Kehlblähen), begannen aber bald zu treteln und auszuweichen. Bereits am übernächsten Tag war das Verhalten untereinander indifferent.

Dieses Beispiel hat eine gewisse allgemeine Geltung. Bei den Umsetzungen, die ich zum Studium der weiblichen Kämpfe unternommen habe, stellt es etwa die mittlere Möglichkeit dar. Einerseits kann sich das Interesse des oder der ortszugehörigen Weibchen auf ein eingehendes Bezüngen des neuangekommenen beschränken¹. Andererseits gibt es wirklich heftige Kämpfe, die von bestimmten Individuen ausgehen; hierüber sei näher berichtet. Für alle Fälle gilt, daß sie sich in Gegenwart eines Käfigmännchens abspielten, das durchaus wie üblich mit Treteln respektiert wurde.

„Altes ♀“ empfing neuangekommene Weibchen mit tüchtigem Zubeißen und sogar Schütteln. Genau dasselbe gilt von br. ♀ 1 etwa ab Ende Mai, als es voll herangewachsen war. Darüber hinaus aber begann das alte ♀ Anfang Mai das mit ihm seit längerer Zeit zusammenlebende ♀ 2 heftig zu jagen, was später wieder aufhörte. Noch intensiver waren die Kämpfe, die um dieselbe Zeit br. ol ♀ plötzlich gegen ein schon seit einigen Tagen beigegebenes neues Weibchen in Szene setzte. Es kam ganz zu den von den Männchenkämpfen her bekannten Bildern. Ein am nächsten Tage beigegebenes fremdes Tier wurde ebenso behandelt. Dann hörte die Weibchentyrannei auf, auch ein weiteres Tier, das am 2. 6. zugesetzt wurde, blieb völlig unbelästigt. Ein wiederum anderes Weibchen, das am 16. 6. zukam, wurde zunächst nur mit Imponierhaltung empfangen, die bei wiederholten Begegnungen immer gespannter wurde und schließlich zum Angriff explodierte. Das neue, übrigens sehr

¹ Von 3 Weibchen, welche die ganze Zeit mitbeobachtet wurden und die sich sonst, insbesondere in der Fortpflanzung, durch nichts von den anderen unterschieden, habe ich nie ein Imponiergebaren, geschweige denn Kämpfe gesehen.

kleine Stück gab jedoch alles zurück, und zwar so wirksam, daß es schließlich nach heftigen Balgereien die Oberhand behielt. Bald geriet es auch an das andere eingesessene Weibchen dieses Käfigs und wurde von diesem in gleicher Weise wie vom ersten angegriffen. Von den vorausgegangenen Anstrengungen wohl schon ermüdet, gab es hier schließlich nach, und wich von jetzt an nicht nur dieser, sondern auch der anderen Gegnerin tretelnd aus. 3 Tage danach stellte ich vollsten Frieden fest.

Halten wir in Vorbereitung späterer Ausführungen folgendes fest: Während die Tyrannei von Weibchen über Bekannte ihresgleichen selten ist und nur bei 2 Tieren deutlich beobachtet werden konnte, ist das Bedrohen oder Bekämpfen neu hinzugekommener Geschlechtsgenossinnen die Regel. In kurzer Zeit findet ein friedliches Aneinandergewöhnen statt. Ferner beachte man: Diese Händel fanden im Beisein des betreffenden Käfigmännchens statt. Diesem wird nach wie vor, auch ganz unmittelbar nach einem vorausgegangenen heftigen Zusammentreffen, von allen beteiligten Weibchen die übliche Geste der Unterlegenheit, das Treteln, entgegengebracht.

Das Verhalten junger Eidechsen und Allgemeines über den Kampftrieb.

Wenige Stunden nach dem Schlüpfen zeigen junge Eidechsen die Imponierhaltung. Frühestens bei 15tägigen, häufiger schon bei 20tägigen kann man ordentliche Angriffe nach allen Regeln der Erwachsenen beobachten. Nur ist der Charakter dieser Balgereien gelegentlichmäßiger, Verfolgungen hinter dem Angegriffenen, der dem ersten Ansturm bereits zu weichen pflegt, sind selten, kommen aber immerhin vor, sogar mit dem Erfolg des Sichverbeißen. In diesem Alter finden die Angriffe von ♂ auf ♀, von ♀ auf ♂ und innerhalb des gleichen Geschlechts mit derselben Häufigkeit statt. Bei Tieren im Alter von einem Monat schien es mir schon, daß die ♂♂ sich häufiger als Angreifer betätigen, gleichzeitig schienen jetzt die ♀♀ nur noch ihresgleichen aufs Korn zu nehmen. Diese Feststellung wird an 38—40tägigen erhärtet; doch ist die Größe dabei nicht maßgebend, denn ein kleineres Weibchen nimmt ein erheblich größeres an¹. Die Angriffe der Männchen steigerten sich zu einer Heftigkeit und Ausdauer, die mich die getrennte Unterbringung schwächerer und stärkerer Tiere schon damals in Betracht ziehen ließ. In der Tat fand ich 2 Tage danach ein verhältnismäßig kleines Weibchen schwach und am Nachmittag desselben Tages mit deutlichen Bißwunden tot auf. Dies

¹ Man muß hierzu wissen, daß die Geschlechtsunterschiede in der Zeichnung bei eben geschlüpften Eidechsen schon ebenso deutlich wie bei erwachsenen sind. — Hinsichtlich Verteilung und Intensität des Grün unterscheiden sich die Geschlechter nicht. Auch der Zeitpunkt, an dem es erscheint, variiert zwar ziemlich stark individuell, aber nicht nach dem Geschlecht. Der erste Grünschimmer tritt im Alter von mehr als 4 Wochen und bei Gewichten von mehr als 1 g auf.

fand statt in einem Behälter von $\frac{1}{2}$ qm Fläche, wo 6 Eidechsen im Alter von weniger als $1\frac{1}{2}$ Monaten untergebracht waren. — Das größte Tier wog etwa 1,2 g.

Merkwürdig ist, daß ich das Treteln in den ersten Wochen nur 2mal, und da als unsicher notiert habe. Die erste sichere Beobachtung eines wenig klaren Tretelns ist an einem 38tägigen, schon grün werdenden Exemplar im Gewicht von 1,18 g gemacht.

Diese Jugendbeobachtungen ergänzen die Vorstellung von der Beingtheit des Kämpfens, die man sich nach den Feststellungen an erwachsenen Männchen und Weibchen machen konnte, in recht plausibler Weise. Das Kämpfen ist jeder Eidechse angeboren, die geschlechtlichen Differenzierungen dieses Verhaltensbestandteils bilden sich später heraus. Die Tatsache, daß auch die Weibchen kämpfen und daß das Kämpfen der Männchen grundsätzlich von Jahreszeiten unabhängig ist, wird von einer neuen Seite aus verständlich gemacht.

Das Ganze wird noch vervollständigt durch die ersten Beobachtungen an einem kastrierten Männchen, die ich hier vorläufig erwähne: 10 Tage nach der Operation wurde es der ersten Prüfung unterzogen; es griff schwach an. In der Folge nahm der Kampftrieb gleichlaufend mit der Wiederherstellung des Tieres wieder seine volle Stärke an, und diesbezüglich ist dieser Kastrat bis heute, 4 Monate nach der Operation, von Normalmännchen nicht zu unterscheiden. Eines der Männchen, die ihm beigegeben wurden, hat er umgebracht. (Die Nachprüfung des Kastrationserfolges oder erfolgter Regeneration steht freilich noch aus.)

Kürzlich veröffentlichte EVANS 2 Arbeiten über das Kämpfen von *Anolis*, die mir bisher nur in kurzen Auszügen zugänglich waren¹. Er ist bezüglich Erhaltenbleiben des Kampftriebes bei männlichen Kastraten zum gleichen Ergebnis gekommen. Weiterhin stellt auch er fest, daß der Kampftrieb beim Weibchen potentiell vorhanden ist und schließt, daß er hormonal unterdrückt werde. Ich habe mir daraufhin die Daten meiner Kampfnotizen über Weibchen und ihre zeitliche Lage zu den Eiablagen angesehen. Nicht ganz im Einklang zu EVANS' Ansicht steht zunächst die Tatsache, daß die ausgeprägtesten Weibchenkämpfe in der Fortpflanzungszeit beobachtet wurden, in weniger heftiger Form auch später; doch mag dieses Beobachtungsergebnis ein zufälliges sein. Nun setzt sich die Fortpflanzungszeit eines *L. mel.* ♀ aus mehreren sich wiederholenden Perioden zusammen, die äußerlich durch die Eiablagen gekennzeichnet sind. Es ist immerhin auffallend, daß die ausdrücklich notierten Weibchenkämpfe alle in die erste Hälfte eines solchen Intervalls zwischen 2 Eiablagen fallen. Sehr viel Wert ist auf dieses Ergebnis nicht zu legen; es handelt sich nur um 9 Notizen, die 4 Tiere betreffen, und diese Art der

¹ Herrn Dr. CANELLA, Bologna, habe ich für diesen bibliographischen Hinweis und für die Kopie der aus den „Psychological Abstracts“ genommenen Referate sehr zu danken.

Auswertung war damals nicht vorausgesehen. So fehlen besonders genügend regelmäßige Hinweise auf negative Befunde. An sich würde eine Parallelität dieser Daten zur Brunstkurve denkbar sein. Nach der gewöhnlich bald nach der Eiablage erfolgten Neubegattung¹ würde der Brunsthormonspiegel seinen Tiefstand erreichen, um in der zweiten Hälfte der Gravidität schon wieder anzusteigen. Es hätte andererseits auch die Deutung etwas für sich, daß die Weibchen in dieser Phase einfach träger werden, ganz unabhängig von dem diskutierten Zusammenhang. Kastrationen von ♀♀ bringen hier hoffentlich Klarheit.

Außer von *Anolis* sind Weibchenkämpfe noch von einem andern Iguaniden, *Leiocephalus*, durch NOBLE und BRADLEY bekannt. Die Beobachtungen von MERTENS über kämpfende Weibchen von *Lacerta bilfordi* sind deswegen von erhöhtem Interesse, weil er auch aktive Angriffe von Weibchen auf Männchen mitteilt, worauf später noch zurückgekommen werden wird.

Das Verhalten der beiden Geschlechter zueinander innerhalb und außerhalb der Paarungszeit.

Die Paarung und ihr Vorspiel.

Gelegentlich der Beschreibung der Imponierhaltung war schon erwähnt worden, daß sie auch die Geste des Männchens gegenüber dem Weibchen ist. Die Annäherung eines begattungslustigen Männchens an ein ihm nicht oder wenig bekanntes Weibchen ist qualitativ nicht zu unterscheiden von dem Gehaben gegenüber einem anderen Männchen in feindlicher Absicht. Jedoch erreicht die Ausprägung der Haltung nicht so extreme Grade.

Das angegangene Weibchen seinerseits tretelt so lang anhaltend und eifrig, wie man es von Männchen nicht kennt. (Dies gilt ganz allgemein, also auch für ein Weibchen, das vor einer drohenden Geschlechtsgenossin weicht.) Ist das Männchen etwa auf Rumpflänge herangekommen, so weicht sie meist aus. Dieses Ausweichen des Weibchens vor dem Männchen ist auch bei gänzlicher Abgeneigtheit des ersteren und nach langer sich hinziehender Verfolgung immer ein gleitendes Entschlüpfen, niemals das heftige Davonstieben des angegriffenen Männchens. Das Verhalten des dem Weibchen nachdrängenden Männchens liefert hierzu die Ergänzung, indem es nie wirklich schnell zufährt. Befinden sich in einer Horde von Männchen, in der zur Paarungszeit eines die anderen tyrannisiert, einige Weibchen, so ist die vorwaltende Sachlage die, daß der Tyrann und die Weibchen sich auf dem Plan, die übrigen Männchen dagegen im Versteck befinden. Diese oder entsprechende Situationen können eine zeitweilige Änderung infolge von Irrtumsverfolgungen von seiten des

¹ Es möge dies vorderhand unbewiesen hingenommen werden; Weiteres siehe S. 769/70.

Tyrannmännchens erfahren, soweit es sich nicht überhaupt um Vorgänge außerhalb der Paarungszeit handelt, wo andere Verhältnisse herrschen (vgl. weiter unten, S. 768).

Früher oder später kommt es meist dazu, daß das Männchen den Schwanz, vielleicht auch die Flanke oder eine andere Körpergegend des verfolgten ♀ zu fassen bekommt. Oft befreit sich das Weibchen wieder, oft auch wiederholt, bald mit, bald ohne endgültigen Erfolg. Hat das Männchen den Schwanz zu fassen bekommen, so greift es im Falle des Erfolges seiner Bemühungen geschickt wurzelwärts nach. Nachdem es die Schwierigkeit überwunden hat, beim Weiternachvorngreifen das Hinterbein des Weibchens zu übergehen, ist es bei dem (den Begattungen vieler Eidechsen gemeinsamen) Flankenbiß angelangt. Es tritt nun im Falle, daß es die linke Flanke gefaßt hat (es kann auch umgekehrt sein), mit seinem rechten Hinterbein über die Schwanzwurzel des Weibchens hinweg und benutzt es, nachdem es seinen Leib unter den des Weibchens untergebogen hat, zum Anpressen der Kloakengegend des Weibchens an die seine. Damit kann die Immissio stattfinden. Das Paar liegt so wenige Minuten bis $\frac{1}{4}$ Stunde.

Der Zubiß des Männchens kann wegen der eben beschriebenen regelmäßigen Widerspenstigkeit des Weibchens kein ganz zarter sein. Schon MORTENSEN beschrieb von *L. vivipara* und *agilis* die längere Zeit verbleibenden Male der zahnbewehrten Kiefer des Männchens auf der Schuppenhaut des Weibchens, und bei *L. mel.* und *sic.* ist es nicht anders. Von *L. sic.* habe ich einmal in Freiheit und ein andermal in Gefangenschaft gesehen, daß ein Männchen sein Weibchen minutenlang wie ein apportierender Jagdhund die Beute quer im Maul mit sich herumtrug, von Zeit zu Zeit die Begattung versuchend. In beiden Fällen war das ruhige, nicht etwa ängstlich zappelnde Verhalten der Weibchen auffallend, ganz entsprechend dem vorhin erwähnten wenig flüchtigen Ausweichen vor dem nahenden Männchen. — Es bedarf indeß keiner besonderen Ausführung, daß der Biß des die Begattung beabsichtigenden Männchens seiner nur festhaltenden Aufgabe entsprechend von ganz anderer Art als das weiter oben beschriebene Zubeißen und Schütteln kämpfender Tiere ist.

Wie aus diesen Beschreibungen hervorgeht, ist bei bloßer Beobachtung des Hergangs der Begattung und ihres Vorspiels von einem Entgegenkommen des Weibchens auch in den Fällen, wo die Begattung zustande kommt, nichts zu bemerken. Diese Feststellung gründet sich auf Beobachtungen, bei denen gerade diesem Punkt erhöhte Aufmerksamkeit gezollt wurde. Wenn so von einem positiven Mitwirken des ♀ nichts bemerkt werden kann, so gibt es doch verschiedene Abstufungen des Widerstrebens. Im äußersten Fall wendet sich das Weibchen zurück und beißt nachdrücklich; und in diesem Falle wird es früher oder später stets freigelassen. Andererseits ist es offensichtlich, daß auch äußere

Umstände mitspielen; schleift z. B. das wegstrebende ♀ das ♂ in einen schmalen Spalt, so ist letzteres für den Augenblick zur Aufgabe gezwungen.

Es gibt eine Bewegungsweise des Weibchens, die nur ihm allein eignet (im Gegensatz zu allen andern bisher besprochenen Gesten), und die nur bei der Begattung und vor derselben, und zwar auch schon vor dem Zubiß des Männchens, aber auch bei nicht erfolgreichen Versuchen gezeigt wird. Obgleich diese Umstände allein genügend dafür sprechen, daß diese Bewegung, ein Schwanzzucken¹, Geschlechterregung ausdrückt, würde ich auf Grund des Gelingens oder Nichtgelingens der jeweiligen Begattungsversuche nicht imstande sein, ihr diese Bedeutung zuzusprechen. Das Vorkommen von zustande kommenden Begattungen ohne diese Äußerung von seiten des Weibchens scheint entschieden dagegen zu sprechen, erfolglose Versuche des Männchens an Weibchen, die das Schwanzzucken zeigen, stellen dies weiter in Frage. In Erwägung obgenannter Umstände kann man nur annehmen, daß das Schwanzzucken im Falle der Paarungsbereitschaft ausgeführt wird, aber nicht immer; die Fälle, in denen die Paarung trotz Schwanzzucken nicht gelingt, müssen dann wirklich durch äußere Umstände bedingt sein. — Eine größere Statistik von Beobachtungen müßte hier Klarheit bringen.

Die Begattung verschiedener *Lacerta*-Arten ist schon von mehreren Autoren beschrieben worden (GACHET, COLLIN DE PLANCY, ROLLINAT [diese zitiert nach NOBLE und BRADLEY]; ferner GLÜCKSELIG, KLINGELHÖFFER). Was das Vorspiel betrifft, so werden in GLÜCKSELIGs Beobachtungen an *L. viridis*, die auch in „den BREHM“ übernommen sind, der „bogenförmig gekrümmte Schweif“ des „hoch aufgerichteten Männchens“, beim Weibchen dagegen „schnelle zappelnde Bewegungen“ (wohl der Vordergliedmaßen; dann wäre das hier mit „Treteln“ benannte Gehaben gemeint) „verbunden mit schlangenförmiger, schneller Bewegung des Körpers, die vom Kopf bis zur Schweifspitze sich fortsetzt“, angeführt. Es darf vermutet werden, daß letzteres ein Homologon des von *L. melisellensis* hier beschriebenen Schwanzzuckens darstellt. Ein Zittern mit der Schwanzspitze während der Begattung erwähnt auch MORTENSEN von *L. vivipara*.

Genauere und in gewisser Beziehung sehr interessante Angaben über die Paarungseinleitung von *L. agilis* macht KLINGELHÖFFER. Er berichtet nämlich über eine aktive Paarungsaufforderung des Weibchens, das beim Anblick des Männchens rhythmische Zuckungen mit der Beckengegend zeigt, außerdem aber im Falle geringer Paarungslust ihm nacheilen soll, um es mit dem Maule festzuhalten. — Wie GLÜCKSELIG von *viridis*, so berichtet auch KLINGELHÖFFER von *agilis* vom bogenförmig hoch-

¹ Von der auf S. 755 beschriebenen Geste andersartiger Erregung unterscheidet es sich durch die Beschränkung auf den wurzelnahen Teil des Schwanzes; es ist also kein Schlängeln oder Peitschen wie dort, sondern ein Zucken geringer Amplitude.

gehaltenen Schwanz des Männchens, außerdem auch vom Treteln des Weibchens.

Bei dem oben beschriebenen Schema der Paarung von *L. melisellensis* mit vorausgegangener Einleitung ist eine wichtige Einschränkung zu machen. Es ist eine immer wieder bestätigte Beobachtung, daß die Imponierhaltung vor der Begattung nur fremden Weibchen gegenüber in Anwendung kommt, womit also im anderen Falle jede Paarungseinleitung wegfällt. In meinen Zuchtbehältern habe ich feste Eidechsengruppen zusammengestellt, die nur zeitweiligen Änderungen zum Zwecke derartiger Versuche unterworfen werden; sie bestehen aus je einem Männchen und 2—3 Weibchen. Bei gelegentlichen Begegnungen greift dann das Männchen ohne weitere Zeremonie zu, oft am Schwanz, manchmal auch gleich an der Hüfte, worauf in verhältnismäßig wenigen Fällen die Begattung zustande kommt, wie das oben schon auseinandergesetzt ist. Dagegen ist der ganz regelmäßige Erfolg der Neueinsetzung eines Weibchens der, daß das Männchen bei seinem Ansichtigwerden im gespreizten Stolzgang darauf zumarschiert und Begattungsversuche macht.

Das Verhalten der Geschlechter zueinander außerhalb der Paarungszeit und die Problematik der Paarungseinleitung.

Beobachtet man die eingessessenen Eidechsen in der Zeit nach den letzten Eiablagen — sie fielen in den Julibeginn —, so ist unter stabilen Bedingungen gegenüber dem Verhalten innerhalb der Fortpflanzungszeit nur die eine Veränderung zu bemerken, daß die gelegentlichen Zugriffe der Männchen zu Begattungszwecken wegfallen. Die Tiere nehmen scheinbar keine Notiz voneinander, liegen in größter Gleichgültigkeit über- und untereinander an günstigen Plätzen. Bringt man nun ein fremdes Weibchen hinzu, so wird es oft von den eingessessenen Weibchen feindlich behandelt, was oben schon besprochen ist; hier dagegen interessiert, daß das Männchen in den meisten Fällen genau wie während der Fortpflanzungsperiode dem Weibchen die Imponierhaltung zeigt, dann aber nicht etwa Begattungsversuche macht, sondern es entweder dabei bewenden läßt oder aber das Weibchen grob faßt und schüttelt. Ein fremdes Weibchen wird also außerhalb der Paarungszeit prinzipiell ebenso behandelt wie ein Männchen. Der graduelle Unterschied ist jedoch sehr groß, was schon aus dem Weiterbestand des guten Einvernehmens des Männchens mit seinen alten Weibchen hervorgeht. Desgleichen findet binnen kurzer Zeit an ein neues Weibchen wieder Gewöhnung statt, was auch im fortgeschrittensten Herbst einem Männchen gegenüber undenkbar ist. Noch in den letzten Oktobertagen habe ich zur Kontrolle der Gewöhnung an neue Weibchen ein diesjähriges Männchen zu ol ♂ 1 gegeben und es nach 2 Tagen tot herausgenommen.

Im einzelnen verhalten sich die beobachteten Männchen verschieden. Weißb. ol ♂ ist stets sehr aggressiv und schüttelt ein neu zugebrachtes Weibchen oft mehr-

mals. Bei ihm ist es auch einmal vorgekommen, daß es nach 5 Tagen Beisammensein ein ♀, an das es sich schon am ersten Tag gewöhnt zu haben schien, von neuem zu verfolgen begann, und zwar recht nachdrücklich. — Gerade gegenteilig benimmt sich ol ♂ 1, das ich in den zur Rede stehenden Fällen nie habe zubeißen sehen. Es nimmt Imponierhaltung an, kommt wohl auch darauf zu, oder aber es begnügt sich sogar mit einem sehr ausführlichen Bezüngeln ohne erkennbare Haltingsreaktion.

In seltenen Fällen beobachtete ich von seiten hochträchtiger Weibchen auch gegenüber Männchen die Imponiergebärde, wenn auch auf bloßes Kehlblähen eingeschränkt; jedoch nur dann, wenn sie von Männchen durch Begattungsversuche belästigt wurden. Es ist dies wohl so zu verstehen, daß die bewegungsunlustigen Tiere eine Ortsbewegung im Sinne eines Ausweichens, das die dem Treteln adäquate Handlung wäre, unbedingt vermeiden wollten. Immerhin ist diese Feststellung prinzipiell nicht unwichtig. Von MERTENS erfahren wir darüber hinaus, daß die Weibchen von *Lacerta lilfordi* regelrechte Männchenverfolgungen treiben, sich also außerhalb der Fortpflanzungszeit ebenso verhalten wie die Jungen von *L. melisellensis* noch vor der Differenzierung des Kampftriebes bezüglich Geschlecht des Angegriffenen.

Nach dem, was schon auf S. 764 über das Verhalten des Kastrats gesagt wurde, ist nur zu erwarten, daß er sich auch in dieser Beziehung genau so verhält wie ein normales Männchen. Da die Operation erst später vorgenommen worden ist, kann ich über Kastratverhalten gegen Weibchen zur Fortpflanzungszeit noch nichts aussagen. Es ist zu erwarten, daß es dem Herbstverhalten gleicht. Hervorzuheben ist jedenfalls das auch von seiten dieses kastrierten Männchens die graduelle Unterscheidung von ♂ und ♀ erhalten bleibt. Weibchen werden also in nur ungefährlicher Weise gebissen, und es tritt Gewöhnung ein; Männchen werden mit der bekannten Heftigkeit mißhandelt; eines wurde z. B. am 16. 7. umgebracht.

Mit der objektiven Feststellung, daß die Haltingsreaktion gegenüber fremden Weibchen, die in Begattungsabsicht angegangen werden, höchstens durch ihre geringere Intensität von der Angriffshaltung zu unterscheiden ist, mußten wir uns oben zufriedengeben. Fassen wir nun folgende Tatbestände zusammen: Außerhalb der Paarungszeit werden fremde Weibchen prinzipiell ebenso behandelt wie Männchen, nämlich feindlich; es wird dabei ebenso wie zur Fortpflanzungszeit die Imponierhaltung gezeigt. Gegenüber gut bekannten Weibchen fällt dagegen die Imponierhaltung weg, und zwar sowohl vor der Begattung als auch außerhalb der Fortpflanzungszeit. Die Regel, die sich daraus unter Beiseitelassen der weiteren Abwicklung der Handlung für das Imponiergebaren ergibt, ist die, daß es allen fremden Eidechsen gegenüber zur Geltung kommt, gleichgültig wes Geschlechts sie sind. Stellen wir die These auf, daß es stets feindselige Haltung ausdrücke, und unterwerfen

die verschiedenen Fälle einer Prüfung auf Anwendbarkeit derselben, so stößt die Durchführung nur im Falle des Verhaltens des begattungslustigen Männchens gegenüber dem fremden Weibchen auf anfängliche Schwierigkeiten; denn die Begattungsabsicht scheint die feindliche Haltung auszuschließen. An diesem Punkt ist die weitere Feststellung hervorzuheben, daß die Imponierhaltung des begattungslustigen Männchens bei längerem Zusammensein mit einem Weibchen schwindet, nicht aber die Begattungslust. Mit Rücksicht auf dies letzte, das eigentlich schon die Bedeutung einer Paarungseinleitung ausschließt, bleibt folgende Auffassung: Da das fremde Weibchen nicht nur Träger von Geschlechtsmerkmalen, sondern auch Träger der allgemeinen Merkmale eines Artgenossen ist, so ist das Männchen zweierlei Reizgruppen gegenübergestellt, und es reagiert auf beide. Die feindselige Komponente seiner Reaktion schwindet in dem Maße, wie Gewöhnung an das neue Tier stattfindet, genau so, wie das auch außerhalb der Paarungszeit der Fall ist, wo die erste Komponente, nämlich die Begattungsabsicht, von vornherein in Wegfall kommt. Wir kommen also zur Ansicht, daß den Männchen von *L. melisellensis* und von *L. sicula* eine eigentliche Paarungseinleitung fehlt.

Ganz ähnlich zu deutende Beobachtungen hat VERWEY an Fischreihern gemacht. Das neugebildete Paar muß sich erst aneinander gewöhnen, ehe einige Gesten der Feindseligkeit, die zunächst besonders beim Zusammentreffen der beiden Partner immer wieder durchbrechen, völlig geschwunden sind.

Die periodische Paarungsbereitschaft der Weibchen.

Wie schon an anderem Ort (S. 766) erwähnt, ist ein positives Entgegenkommen der Weibchen bei der Begattung nicht zu beobachten, vielmehr regelmäßiges Widerstreben. Trotzdem gibt es eine Paarungsbereitschaft, wie eine Statistik aller von mir beobachteten Begattungen in ihrer zeitlichen Lage zu den Eiablagen ganz eindeutig erweist (Abb. 1).

Zur Art der Darstellung ist folgendes zu sagen: Jedes Weibchen legt im Laufe des Frühlings und Frühsommers 3—5mal Eier ab. Die Intervalle zwischen 2 Eiablagen sind zur gleichen Jahreszeit einander ziemlich gleich, zu verschiedenen Jahreszeiten verschieden im Sinne einer Verlängerung bei niedrigerer Temperatur. Die Vergleichbarkeit wird dadurch hergestellt, daß jedes Intervall in 10 gleiche Teile geteilt und die Lage der Begattungstermine in diesem Zehnersystem eingetragen wird. 4 der beobachteten Begattungen fanden jedoch vor der ersten Eiablage statt; in 3 dieser Fälle wurde der Begattungstermin in Beziehung gesetzt zum Intervall zwischen den 2 folgenden Eiablagen, etwas verlängert entsprechend den vorher niedrigeren Temperaturen: Weiße Kreise. Die 4. dieser Erstbegattungen fand 47 Tage vor der ersten Eiablage statt und ist nicht mitberücksichtigt. — Einer der 2 leeren Kreise im 1. Zehntel stammt von einer Kreuzbegattung *mel.* ♂ × *sic.* ♀, ein voller Kreis der gleichen Reihe von einer *muralis*-Paarung. Alle andere Daten bezeichnen *melisellensis*-Begattungen.

Es ist wohl kein Zufall, daß der spätest liegende Punkt (im 6. Zehntel) von einem Weibchen stammt, von dem auch sonst Außergewöhnliches zu berichten ist: 1. er-

streckte sich das betreffende Intervall über 30 Tage, während die Normaldauer für diese Jahreszeit etwa 21 Tage beträgt (würde man 21 Tage zugrunde legen, von der nachfolgenden Eiablage rückwärts gerechnet, so würde der Punkt in das 3. Zehntel zu liegen kommen). 2. wurde ol ♂ 1, als es unmittelbar nach erfolgter vorausgegangener Eiablage 2mal sehr nachdrücklich die Begattung versuchte, alle beide Male sehr entschieden abgebissen. Schließlich blieben diese beiden Eiablagen die einzigen dieses Weibchens, danach erkrankte es schwer, erholte sich aber im Spätsommer wieder. — Die 2 ebenfalls nachhinkenden Punkte im 5. Zehntel bezeichnen eine Zweit- und Drittbegattung innerhalb eines Intervalls. Außer diesem Weibchen wurde nur noch ein weiteres wiederholt in einem Intervall begattet, und zwar auch 3mal. Sonst wurde zwischen 2 Eiablagen immer nur eine Begattung beobachtet.

Mehrmals sah ich Paarungen so unmittelbar nach vorausgegangener Eiablage, daß mir der auseinandergesetzte zeitliche Zusammenhang schon während der Fortpflanzungszeit auffiel. Bis dahin setzte ich völlige Nichtbeteiligung des Weibchens und darum zufallsbedingte Verteilung der Paarungen voraus. Eine beeinflusste Beobachtung in dem Sinne, daß ich künftig darauf wartete, die von der kurz vorausgegangenen Eiablage noch faltigen Weibchen in Paarung zu sehen, ist nicht auszuschließen. Hatte ich aber mit meiner Erwartung recht, so bleibt als kontrollierendes Moment immer noch das Vorhandensein des oder der anderen Weibchen im selben Behälter, die eben *nicht* begattet wurden. Dabei ist ganz davon abgesehen, daß ich natürlich gleichzeitig und zu anderen Stunden auch die anderen Käfige prüfte.

Es geht aus dieser Aufstellung und auch aus den S. 766 gemachten Bemerkungen hervor, daß die Begattungen im Verhältnis zu den von seiten der Männchen dazu gemachten Versuchen selten sind. (Es sei erwähnt, daß 31 Eiablagen, also im ganzen 31 Perioden der theoretischen Paarungsbereitschaft vorliegen.) Aus den Darstellungen von NOBLE und BRADLEY gewinnt man den Eindruck, daß dort Begattungen viel häufiger sind, was im Zusammenhang mit dem natürlich unrationeller arbeitenden System der zufallsmäßigen Begattungsverteilung stehen mag; zumal wenn mit derselben Häufigkeit auch Männchen begattet werden. (Von wirklicher Fortpflanzung ist übrigens bei jenen Autoren nie die Rede.)

Es sind verschiedene Möglichkeiten denkbar, wie der Paarungsbereitschaft des Weibchens Ausdruck verliehen werden kann. Die wahrscheinlichste ist mir die, daß das Weibchen sich außerhalb dieser Periode einfach heftiger wehrt; man vergleiche hierzu besonders die Feststellung der Imponierhaltung gegen Männchen von seiten noch trächtiger

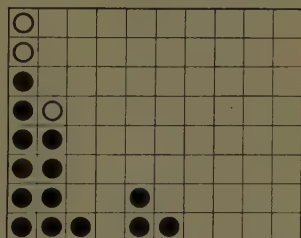


Abb. 1. Die Begattungstermine (volle und leere Kreise) in ihrer relativen Lage im Zeitraum zwischen 2 Eiablagen. Waagrecht das volle Intervall zwischen 2 Eiablagen, in Zehntel unterteilt.

Weibchen (S. 769) und das Sichfreibeissen als nachdrückliche Abwehrmethode¹. Daß gleichzeitig die Männchen durch chemische oder auch optische und taktile (Leibesumfang!) Wahrnehmung von frisch abgelegt habenden Weibchen stärker angezogen werden, scheint mir vorderhand noch nicht ausgeschlossen werden zu dürfen, obwohl ich Bemühungen von Männchen um hochträchtige Weibchen notiert habe.

Die Unterscheidung der Geschlechter.

Nach den bisherigen Beobachtungen an *Lacerta*, sowohl anderer Autoren als auch meinen eigenen, wäre die Frage der Paarbildung ziemlich klar. Das Hauptinteresse und die Schwierigkeiten entstehen erst durch die Feststellungen von NOBLE und BRADLEY bezüglich des Mechanismus der Geschlechterkennung bei den zahlreichen von ihnen untersuchten Arten (die alle anderen Familien entstammen als die unseren).

Ich stelle die bezeichnenden Eigenschaften der Paarbildung voraus, wie sie NOBLE und BRADLEY an Angehörigen der *Tejidae*, *Scincidae* und *Iguanidae* festgestellt haben: Das paarungslustige Männchen führt sein „display“ einem Artgenossen ohne Rücksicht auf dessen Geschlecht vor. Es hängt von der Reaktion des Objektes der Werbung ab, was jetzt geschieht: Bleibt das unworbene Tier passiv, so wird es begattet oder doch der Versuch dazu gemacht². Antwortet es selber mit display, so ist das Signal zum Kampf gegeben. Der im Kampf unterlegene Gegner wird nie als Weibchen behandelt, also nicht zu begatten versucht.

Von einer eigentlichen Unterscheidung der Geschlechter ist hier eigentlich gar nicht die Rede, es handelt sich nur um das Vorhandensein eines Signals, das die Fortsetzung der Begattungsabsicht unmöglich macht und die Handlungskette, um die Ausdrucksweise LORENZ' zu gebrauchen, in ein anderes Geleise lenkt.

Der Modus der Geschlechterkennung bei *Lacerta* weicht nun nicht nur von dem anderer Lacertilier, sondern überhaupt von den bisher bekannten Typen der Paarbildung bei Wirbeltieren mit Ausnahme der Säugetiere stark ab. Da NOBLE und BRADLEY auf Grund ihrer Ergebnisse an anderen Eidechsen Gruppen den von ihnen vorgefundenen Typ der Paarbildung und Geschlechterkennung — diese beiden Begriffe fallen ja in dem hier gebrauchten Sinne weitgehend zusammen — stark verallgemeinern, wobei der bis dahin über die betreffenden Verhältnisse bei *Lacerta* bestehenden Literatur Gewalt angetan wurde, muß schon aus

¹ PERACCA hat zuverlässig erfolgreiche Abwehr von seiten des nicht paarungswilligen *Iguana*-♀ festgestellt.

² In Gefangenschaft kommen bei manchen dieser Arten Männchenbegattungen ebenso häufig vor wie normale, und bei Arten ohne sekundäre Geschlechtsmerkmale, wie *Ameiva chrysolema*, die auch über keinerlei besonderes Balzverhalten verfügen, mit dem sie dem nahenden Geschlechtsgenossen antworten könnten, kann man sich das Vermeiden solcher Männchenbegattungen auch in Freiheit nicht vorstellen.

diesem Grunde die Darstellung etwas ins Einzelne gehen. Schon im bisher vorgetragenen sind viele Tatsachen enthalten, aus denen sich die Verschiedenheiten der *Lacerta*-Paarung von dem von den amerikanischen Autoren gefundenen Modus ableitet, doch seien die Gegenüberstellungen für einen eigenen Abschnitt aufgespart. Im folgenden gilt es zunächst, die Analyse der Merkmale, welche die Geschlechtsunterscheidung gewährleisten, darzustellen.

Die Rolle des roten Bauches.

Voraus einige morphologische Bemerkungen. Soweit die istriatische Population von *L. melisellensis* in Frage kommt, beschränkt sich der Rotbauch auf das männliche Geschlecht, wo er das ganze Jahr über in gleicher Farbstärke erhalten bleibt. Der Farbton kann alle Stufen von einem blassen Orange gelb bis zu einem satten Feuerrot durchlaufen, daneben finden sich aber auch Tiere ohne gelbe Beimischung, so daß die Skala hier von blaß Lachsrosa bis Karmin verläuft. Im Westen Istriens, also z. B. in der Umgebung von Rovigno, sind die Bäuche meist recht intensiv gefärbt, in manchen ostistriatischen Bezirken finden sich dagegen häufiger sehr blasse, sehr selten auch ganz weiße Unterseiten (andererseits finden sich bei Inselpopulationen der südlicheren Adria Rotbäuche in beiden Geschlechtern). Die Weibchen bekommen zur selben Zeit, in der die Männchen rot zu werden beginnen, eine Gelbfärbung der Kehle, die sich bei alten Tieren mehr oder weniger auf Brust und Bauch ausdehnen kann. Der Farbton hält sich zwischen Chromgelb und dem Grüngelb einer nicht ganz reifen Zitrone, rote Beimengungen fehlen ganz. Beim Männchen ist in der Regel der Farbton in der Kehlgegend am intensivsten. Das Rot steigt auch an den Kieferseiten bis zu den Oberlippen empor, somit an dieser Stelle in jeder Lage sichtbar. Ebenso sind seitlich sichtbar die Randbezirke an den Halsseiten, der Unterseite der Hinterschenkel und des Schwanzes.

Die Versuche über die Bedeutung des bunten Bauches standen von vornherein unter dem Zeichen der Schwierigkeit, daß das Anmarschieren des zu beobachtenden Männchens in Imponierhaltung nichts Deutliches darüber aussagt, ob es den Angegangenen für ein ♂ oder für ein ♀ hält. Die erste Möglichkeit, die Versuche kritisch zu gestalten, ist die, nicht nur das Ankommen in Imponierhaltung als Kriterium zu benutzen, sondern auch die weitere Handlung, also die Art des Zufassens, der Verfolgung usw. Ich beginne mit der Darstellung dieser Art des Vorgehens, und zwar in Form von Versuchen mit Weibchen, denen die Unterseite künstlich rot gefärbt wurde.

Für alle diese Versuche gilt, daß sie in der Fortpflanzungszeit vorgenommen wurden, wo also unter normalen Umständen jedes neu zukommende Weibchen mit Begattungsabsicht empfangen wird. Das jeweils zu prüfende Männchen bewohnt einen Käfig zusammen mit 2—3 eingesessenen Weibchen.

Als Färbemittel diente roter Fingernagellack, der den Farbton des karminroten *Fiumana*-Bauches recht gut wiedergibt. Er darf nicht zu dick aufgetragen werden, da er sich zu stark zusammenzieht, wodurch die Ablösung beschleunigt und die Eidechse stark belästigt wird.

8. 4. ♀ mit gefärbter Unterseite kommt zu ♂ 2. Das ♀ läuft nach dem Rand des Rasenpolsters, auf dem es niedergesetzt worden war, in Richtung auf ♂ 2, das so von unten her gerade die leuchtende Kehle zu sehen bekommt. Plötzlicher Angriff, Zugriff und Schütteln an der Kehle. Loslassen ohne Verfolgung, das ♀ entfernt sich

langsam. Ganz ähnlich ein zweites Mal, wobei wieder das schnelle Ablassen und Wegfallen der Verfolgung auffällt; dies vermutlich infolge chemischer Wahrnehmung. Dasselbe gefärbte ♀ sofort zu ♂ 1, das bei seiner Annäherung mit 2 ♀♀ zusammenliegt; das ♂ bläht die Kehle, fährt darauf zu, beißt jedoch nicht, sondern bezüngelt und wendet sich ab. Ein 3. ♂ reagiert mit Zufassen, jedoch in zu langsamem Tempo und ohne Schütteln, so daß die Entscheidung, ob Kampf- oder Begattungsreaktion, nicht klar genug gegeben ist.

7. 5. Frisch gefangenes, unten rot gefärbtes ♀ zu ♂ 1. Kommt von hinten an das Männchen heran, das es mit zurückgewandtem Kopf kommen sieht. Kehlblähen, heftiges Zufahren, ohne daß ich sehen kann, ob es zubeißt; bleibt dann, das ♀ aufmerksam bezüngelnd, über ihm stehen. Dasselbe gefärbte ♀ zu ol ♂ 1, das bei günstiger Begegnung scharf darauf losfährt und ihm, wie es kehrt macht, folgt. Zum Beißen kommt es nicht.

Weiter wurden Exemplare von *L. sicula* als Versuchstiere benutzt. Es muß einem späteren Abschnitt (S. 781) vorausgegriffen werden, daß die Männchen der einen Art vor den Angriffen andersartiger bis zu einem gewissen Grad sicher sind.

Die istrianischen *L. sicula* haben zu einem geringen Prozentsatz von Natur aus roten Bauch, wenn auch in der Kopf- und Kehlgegend mit anderer Verteilung als *melisellensis*. Ich brachte solche rotbäuchige Männchen, die übrigens etwa doppelt so schwer waren als die *mel.* ♂, zu dreien der Zuchtmännchen und erhielt eindeutige Angriffsreaktionen. Bei zweien der aktiven Versuchstiere ist das weniger überzeugend, weil sie unter Umständen auf Weißbäuche in der gleichen Art reagierten. Dagegen ist das Verhalten des 3. Tieres, nämlich ♂ 1, besser kontrolliert, da es stets mit einer kleinen Gesellschaft von *sicula* in vollem Frieden zusammenlebte.

Völlig frei von Bedenken ist der Ausfall eines Versuchs, in dem das männliche der mit ♂ 1 zusammenlebenden *sicula*-Exemplare, das mit dem Männchen der anderen Art seit fast einem Monat, ohne auch nur eine Gebärde der Feindschaft, zusammenlebte, das passive Versuchstier abgab, indem sein weißer Bauch rot gefärbt ward. Wie ♂ 1 es sichtete, marschierte es in Imponierhaltung darauf zu, verharrte züngelnd vor ihm, die Haltung bewahrend, ohne jedoch zuzubeißen. Wendete sich dann ab. Bei einer zweiten Begegnung erfolgte etwa das gleiche.

Obleich es im letzten Fall nicht zum Beißen gekommen ist, sehr wahrscheinlich wegen der interferierenden Dazwischenkunft der chemischen Wahrnehmung, ist doch gerade diese Beobachtung wegen der seit langer Zeit kontrollierten vorher bestehenden Beziehungen sehr wertvoll.

Ich schritt dann noch zu Versuchen mit im Glasgefäß vorgezeigten Männchen, wozu ich durch den Fang eines gänzlich weißbäuchigen Männchens (weißb. ol ♂) angeregt wurde. Es bestand dadurch die Möglichkeit, dasselbe Tier einmal mit ungefärbten, ein andermal mit gerötetem Bauch vorzuzeigen. Es war für diese Versuche wenig ermutigend, daß ich einleitend festgestellt hatte, daß sowohl ♀ als auch das weißbäuchige Männchen ohne gefärbte Unterseite gelegentlich positive Reaktionen der aktiven Versuchstiere hervorriefen — wobei im letzteren Fall nicht einmal klar ist, ob das passive Versuchstier für ein ♂ oder ein ♀ gehalten wurde —; doch gab es bei den einige Zeit später durchgeführten Serien zwar viele Negativ-Ausfälle auf die rotbäuchigen Tiere, aber keinen einzigen positiven Ausfall auf das weißbäuchige ♂.

Als Gläser dienten Erlenmeyerkolben 200 ccm. Passive Versuchstiere: 2 rotbäuchige, 1 weißbäuchiges ♂, alle vom Olivaceatyp. Alle 3 Tiere stehen in Gläsern gleichzeitig bereit, so daß flott ausgetauscht werden kann. Für simultane Darbietung zweier Eidechsen sind leider die Raumverhältnisse ungeeignet. Das passive Versuchstier im Glasgefäß wird 20—30 cm entfernt von dem Platz aufgestellt, an dem das beim Hinstellen vertriebene aktive Versuchstier erscheinen muß. Als negativ wird eine Reaktion dann gewertet, wenn innerhalb mindestens der Zeitdauer, die für eine positive Reaktion nötig ist, von der Seite des aktiven Versuchstieres kein einwandfreies Zeichen der Angriffslust gegeben wird; außerdem muß das passive Tier in seiner Blickrichtung liegen und sich bewegt haben, da Angriffe meist auf Bewegungen erfolgen.

Beim Angriff kommt es oft vor, daß das aktive Versuchstier mit der Schnauze ans Glas stößt, woraufhin es leicht erschreckt umzukehren pflegt. In anderen Fällen schwenkt es auch schon vorher ab. Überhaupt ist die Häufigkeit und Heftigkeit der Angriffe gegenüber diesen eingesperrten Tieren herabgemindert (s. besonders br. ol ♂); die Gründe sind wohl die eingeschränkten Bewegungen und die etwas herabgesetzte Deutlichkeit der Wahrnehmung.

Bei der nebenstehenden tabellenähnlichen, nach aktiven Tieren geordneten Darstellung bedeutet: rotb. ♂ a und rotb. ♂ b = die beiden rotbäuchigen passiven Tiere; weißb. ♂ weiß und weißb. ♂ rot = weißb. ol ♂ mit natürlichem (weißem) bzw. mit rot gefärbtem Bauch. Die unter dem gleichen Datum angeführten Versuche sind hintereinander¹ ausgeführt, so daß sie sich gegenseitig kontrollieren.

Bei diesen Ergebnissen dürfen die Kontrollversuche mit natürlichen Rotbauchtieren wohl denen mit künstlichen als gleichwertig betrachtet werden. Es steht nach dieser Reihe fest, daß der bunte Bauch ein Merkmal ist, das zum Angriff reizt, damit seinem Träger eine männliche Note gibt. Nach den von Fischen, Vögeln und anderen Lacertiliern vorliegenden Resultaten hätte dieses Ergebnis, für sich allein betrachtet, mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit vermuten

Tabelle.

Aktives Versuchstier: Br. ol ♂.

Datum	Passives Tier	Reaktion
4. 5. 36	weißb. ♂ weiß rotb. ♂ a weißb. ♂ weiß	negativ Angriff negativ
5. 5. 36	weißb. ♂ weiß weißb. ♂ rot rotb. ♂ a	negativ negativ negativ
6. 5. 36	weißb. ♂ weiß	negativ
10. 5. 36	weißb. ♂ weiß weißb. ♂ rot	negativ negativ

Aktives Versuchstier: ♂ l.

Datum	Passives Tier	Reaktion
4. 5. 36	weißb. ♂ weiß rotb. ♂ b	negativ Angriff
5. 5. 36	weißb. ♂ weiß weißb. ♂ rot	negativ negativ
10. 5. 36	weißb. ♂ rot	Angriff

Aktives Versuchstier: ol ♂ l.

Datum	Passives Tier	Reaktion
4. 5. 36	rotb. ♂ b rotb. ♂ a weißb. ♂ weiß	Angriff 2mal Angriff negativ
5. 5. 36	weißb. ♂ weiß weißb. ♂ rot	negativ 3mal Angriff
10. 5. 36	weißb. ♂ weiß weißb. ♂ rot	negativ Kehlblähen

¹ Wenn weißb. ol ♂ gefärbt werden mußte, gab es freilich Unterbrechungen von mehreren Minuten.

lassen können, daß hiermit *das* Merkmal für die Geschlechtsunterscheidung entdeckt sei, somit gleichzeitig die Grundlage der Paarbildung. Neben anderen Tatbeständen, die zum Teil schon im bisherigen wiedergegeben, aber noch nicht unter diesem Gesichtspunkt hervorgehoben wurden, sprechen dagegen schon Erwägungen morphologischer Art. Ganz abgesehen von den bei *L. sicula* herrschenden Verhältnissen ist bei *L. melisellensis* der bunte Bauch als sekundäres Geschlechtsmerkmal so unsicher fixiert, zudem in den Fällen seines Vorhandenseins noch in allen möglichen Intensitätsabstufungen verwirklicht, daß es verwunderlich erscheint, daß sich eine darauf abgestimmte Reaktion herausgebildet haben sollte. Hat die *melisellensis*-Population auf der Insel Tajan, der Rotbäuche in beiden Geschlechtern zu eigen sind (KAMMERER), eine grundsätzlich andere Art der Unterscheidung der Geschlechter? Und werden die weißbäuchigen Männchen Istriens als Weibchen behandelt? — Beides ist unwahrscheinlich, und die letztere der beiden Fragen kann auf empirischer Grundlage verneint werden. Ich halte es zunächst für möglich, daß es sich bei der Geschlechtsunterscheidung nach dem Merkmal Rotbauch um eine im Individualleben erworbene Assoziation handelt. Dazu ist freilich wieder Voraussetzung, daß andere, primäre Merkmale vorhanden sind, die das Erkennen gewährleisten. Dies wird jetzt zu zeigen sein.

Andere Merkmale bei der Unterscheidung des Geschlechts.

Es ist leicht festzustellen, daß auch weißb. ol ♂ in ganz eindeutiger Weise als Männchen behandelt wird. Von den Merkmalen, die nach Wegfall des roten Bauches eine Rolle spielen können, sei zunächst auf Unterschiede in chemischen Qualitäten eingegangen. Beobachtungen, die hierüber Aufschluß geben, betreffen in erster Linie Raufereien, die unter Steinen oder in Erdlöchern ihren Anfang nehmen. Sonst sind besonders diejenigen Fälle überzeugend, in denen das daherkommende Männchen auf einen Schwanz stößt, ihn züngelnd prüft, ohne das dazugehörige Tier zu beachten oder ohne es überhaupt sehen zu können, weil der Schwanz um eine Ecke herausragt od. dgl.; nach Beendigung dieser eingehenden chemischen Prüfung wird die betreffende Eidechse geschlechtsgemäß behandelt, das heißt geschüttelt oder zu begatten versucht, oder auch in Frieden gelassen.

Von *L. sicula* zitiere ich folgenden Fall, der kurz nach Beginn der Tyrannei der *sicula*-Gesellschaft im Frühjahr zur Beobachtung kam: Das Tyrann-♂ nähert sich quer der Flanke eines sich sonnenden kleineren Tieres, das ich bis dahin für ein ♀ gehalten hatte, bezüngelt es mehrmals, faßt es zu meinem Erstaunen grob an der Seite, schüttelt es und wirft es weg. Ich fing das mißhandelte Tier heraus und stellte fest, daß es ein vorjähriges Männchen war. Es gibt also eine Unterscheidung der Ge-

schlechter durch die chemische Wahrnehmung¹. — Nach der Bemerkung KLINGELHÖFFERS, daß Männchen von *L. agilis* ein Weibchen vor dem Erfassen „beleckten“, scheint diese Feststellung auch auf *L. agilis* ausgedehnt werden zu können.

Die weitere Frage, ob es außer dem Rotbauch noch andere optische Kennzeichen des Geschlechts gibt, ist für *melisellensis* schwer ganz exakt zu beantworten. Zweifellos unterscheiden sich die Geschlechter dieser Art objektiv stark genug, um eine Verwertbarkeit der Unterschiede als Zeichen für die Artgenossen möglich erscheinen zu lassen; macht doch das Auseinanderhalten der Geschlechter auch dem geübten menschlichen Beobachter selbst auf einige Entfernung keine Schwierigkeiten. Außer den Zeichnungscharakteren, die ja bei der Olivacea-Mutanten fast ganz wegfallen, bleibt die relative Kopfgröße und Rumpflänge immer noch auffallend genug. Ich bin zwar überzeugt, daß die Unterscheidung von seiten der Eidechsen auch auf dieser Basis geleistet wird, kann jedoch diese Behauptung nur für *sicula* völlig sicherstellen, da ich hier über Beobachtungen verfüge, bei denen die geruchliche Prüfung unmöglich war und die nach der Art des Draufzustürzens keinen Zweifel darüber lassen, daß das Geschlecht richtig erkannt worden war. Bei *melisellensis* ist in solchen Fällen die Wahrnehmung der Buntfarbe nie völlig auszuschließen (vgl. die morphologischen Bemerkungen S. 773).

Erwähnenswert scheinen mir in diesem Zusammenhang die Irrtumsverfolgungen, in denen ein Männchen in der Hitze des Nachrennens hinter einem Gegner auf ein Weibchen losschießt, das er aus einiger Entfernung, bezeichnenderweise oft nur ganz flüchtig und durch die Vegetation halb verdeckt, erblickt und falsch anspricht. Als unmittelbaren Beweis für Kampfreaktion auf Eidechse ohne Rotbauch möchte ich das nicht anführen, da der Hinweis auf die gespannte Stimmung des Verfolgers als Einwand gewiß seine Berechtigung hat. Jedoch werfen diese recht oft zu beobachtenden Fehlverfolgungen immerhin ein Licht auf die Vielfältigkeit des für die Kampfreaktion zur Verfügung stehenden Wahrnehmungsmechanismus. Nach derselben Richtung weist auch das völlige Mißlingen von Versuchen, männliche und weibliche *melisellensis* zur Reaktion auf eine freilich nicht allzu vollkommen aus Wachs modellierte Attrappe mit rotem Bauch zu bringen. Männchen wie Weibchen flüchteten bei allzugroßer Annäherung stets, Männchen auch im Falle ihrer Vorerregung durch wirkliche Gegner.

Für die Charakterisierung des Paarungstypus, insbesondere für die Herausarbeitung der Unterschiede gegen die von NOBLE und BRADLEY beschriebenen Formen, ist der unvollständige Nachweis vom Mitwirken anderer optischer Kennzeichen als des Rotbauches bei *L. melisellensis*

¹ Über den wahrscheinlichen Anteil des Züngelns bei der Chemoreception siehe KAHMANN.

kein schwerer Mangel. Erstens kann an dieser Stelle *L. sicula* einspringen, und zweitens bieten die übrigen Befunde genügend Handhaben zur Beurteilung.

**Die LORENZschen Parabildungstypen, die Beobachtungen
von NOBLE und BRADLEY und das Verhalten der Mauereidechsen.**

LORENZ hat innerhalb der bisher bekannten Arten der Paärbildung (bzw. der Geschlechtsunterscheidung) 3 Haupttypen aufgestellt, die er nach den Fällen ihrer reinsten Verwirklichung den Eidechsen-, Labyrinthfisch- und Chromidentyp nannte. Die Begründung der Abgrenzung dieser 3 Typen gegeneinander braucht hier nicht gebracht zu werden, hier interessiert vielmehr ihr Gemeinsames: Das ist das Ineinandergreifen oder Aufeinanderstoßen bestimmter, wohlfixierter „Spielregeln“. Dabei sind die Signale des Spiels, welche beim Ineinandergreifen zur Begattung, im Fall des Aufeinanderstoßens zum Kampf führen, meist motorische Reaktionen, die oftmals die Darbietung auffallender Farben oder Formen bezwecken.

Im Gegensatz zu diesem „Auslöserverhalten“ (LORENZ) geht aus dem Verhalten der Eidechsen hervor, daß sie schon vor Beginn der sichtbaren Reaktion auf einen Artgenossen dessen Geschlecht erkannt haben. Es wurde oben gezeigt, daß dies auf Grund vielfältiger Merkmale geschieht, die sich sogar über 2 Sinnesmodalitäten erstrecken. Die ganz andere Dignität dieses primären Erkennens des Geschlechts gegenüber dem Auslöserverhalten wird schon bei Betrachtung der einen Tatsache klar, daß ein Männchen, ganz ohne Rücksicht darauf, ob es flieht, die Imponierhaltung zeigt oder sich indifferent verhält, vom gleichgeschlechtigen Artgenossen als solches behandelt, d. h. angegriffen wird; von „Spielregel“ also keine Rede.

Ein bezeichnendes Symptom der primären Geschlechtsunterscheidung auf Grund komplexer Merkmale ist das schon oben (S. 777) angeführte indifferente Verhalten gegen die Attrappe. Ganz anders LISSMANNs Kampffische: Sie reagieren sogar auf unkörperliche Nachahmungen, ja — in abgestufter Intensität — auch auf absichtlich unvollkommen hergestellte Attrappen. Bei den Eidechsen dagegen ist das Schema so hochdifferenziert festgelegt, daß schon die Reaktionen auf Tiere der benachbarten Art (*melisellensis-sicula*) seltener und weniger intensiv sind.

Dadurch, daß die „Spielregelmethoden“ der Geschlechtsunterscheidung und die Methode des primären Erkennens auf ganz verschiedenen Prinzipien bestehen, sozusagen in getrennten Ebenen funktionieren, sind Übergänge durch Mischung unmöglich; theoretisch ist jedoch ihr Nebeneinanderbestehen bei der gleichen Art vorstellbar. Dies scheint nun nach der Darstellung von NOBLE und BRADLEY bei *Sceloporus undulatus* verwirklicht zu sein. Einerseits bringen die Männchen dieser Art die Paarungseinleitung gegenüber Vertretern beiderlei Geschlechts, und die

Reaktion des Partners bzw. Gegners bestimmt den weiteren Ablauf der Handlung. Andererseits sind die beiden Autoren doch zur Überzeugung gekommen¹, daß "some males at the close of the season, at least, are able to distinguish quiescent males from females"; sie betrachten diese Fähigkeit demnach als erlernt.

Es ist übrigens vorderhand nicht auszuschließen, daß auch bei unseren Mauereidechsen noch über den Rotbauch hinaus Teile der Merkmale nicht angeboren, sondern erlernt sind, und ich hoffe, zu dieser Frage später experimentelle Beiträge liefern zu können. Die Würdigung des Sachverhaltes würde sich in diesem Falle nur insoweit verschieben, als der betreffende Anteil der Merkmale nicht primär gegeben ist, sondern nach Art einer präformierten Lücke für die ergänzende Selbstdressur — für die in solchen Fällen eine spezifische Disposition zu bestehen pflegt — freigelassen wird.

LORENZ hat den Eidechsentyp seiner 3 Formen des Auslöserverhaltens von den Beobachtungen NOBLEs und BRADLEYs abgeleitet, so daß nach dem oben Gesagten über die Nichtübereinstimmung des Verhaltens unserer Eidechsen mit dem jener amerikanischen Arten, abgesehen von der erlernten Fähigkeit des primären Erkennens bei *Sceloporus*, nichts hinzugesetzt zu werden braucht (s. auch S. 771). Nur auf die Punkte sei kurz eingegangen, in denen die amerikanischen Autoren in Verallgemeinerung der an ihren Arten erhobenen Befunde ältere, *Lacerta* betreffende Literaturstellen zu Unrecht bezweifeln. Ganz allgemein ist ihnen unglaublich, daß immer „richtige“ Paarungen, das heißt nie solche von 2 Männchen, stattfinden sollen; sie haben sogar den Verdacht, daß die betreffenden Autoren die Weibchen einfach nach ihrer passiven Rolle bei der Begattung als solche angesprochen haben könnten. Außer den schon (weiter oben) zitierten älteren Beobachtungen mußten sie ihre Überzeugung von der allgemeinen Unfähigkeit des Erkennens der Geschlechter noch einer Beobachtung HILZHEIMERS standhalten lassen, in der eingehend das Werbeverhalten eines agilis-Männchens geschildert wird, das, von seinem Weibchen ablassend, ein herannahendes anderes Männchen sofort angreift.

Auch die völlig mangelnde Beteiligung der Weibchen an Paarungseinleitung und Paarung, wie sie NOBLE und BRADLEY an ihren Tieren beobachteten, stand im Gegensatz zu damals schon bekannten Beobachtungen, die der Überzeugung jener Autoren, Allgemeingültiges sagen zu können, entgegenstanden. Bei den hier beobachteten Arten konnten mit Wahrscheinlichkeit Anzeichen einer solchen Beteiligung aufgezeigt werden, wenn auch nur in Form verringerten Widerstrebens. Der sichere Nachweis einer Brunstperiodizität der Weibchen unterstützt diesen Befund, läßt allerdings eine Bevorzugung der brünstigen Weibchen schon von seiten der Männchen offen.

¹ Und zwar auf Grund von Freilandversuchen.

Nachdem von einer Art bekannt ist, daß bei ihr beiderlei Arten der Geschlechtsunterscheidung nachzuweisen sind, fühlt man sich veranlaßt, zu prüfen, ob nicht im Falle der reinen Verwirklichung des einen der beiden Prinzipien dennoch im Hintergrund Elemente des anderen Prinzips zu erkennen sind. Nachdem bei *Lacerta* das Erkennen des Geschlechts mit den daran geknüpften Handlungsfolgen ganz unabhängig ist von der Imponierhaltung und dem Treteln — davon, daß die erstere vom Gegner „verstanden“ wird, kann in diesem Zusammenhang abgesehen werden —, liegt bei Betrachtung der *Lacerta*-Arten für sich allein keine Veranlassung vor, diesen Gesten die spezielle Bedeutung sexuellen Ausdruckes zuzulegen. Doch könnte man sich unter Einführung gewisser Hypothesen vorstellen, daß diese Gesten Signale eines vom dominierenden System des direkten Erkennens überdeckten Auslösersystems darstellen. Als zu ungewiß sei dieser Gedankengang nicht weitergeführt, es sei dadurch nur darauf aufmerksam gemacht, daß man in Zukunft auf diese Möglichkeit achten soll.

Das persönliche Erkennen des Artgenossen und die Duldungsfreundschaften.

Die genaue Darstellung der Fälle, die das persönliche Sicherkennen beweisen, kann erspart werden, da sie in anderen Zusammenhängen bereits zur Sprache gekommen sind. Es sind dies erstens jene Beobachtungen, aus denen die Bevorzugung und andersartige Behandlung des neu hinzukommenden Weibchens vor den 2—3 dauernd im Käfig befindlichen hervorgeht. Zweitens gehören hierher die in sich stabilen Weibchengesellschaften, welche ein neu hinzugekommenes Weibchen bekämpfen. Drittens das gute Auskommen der Männchen mit ihren gewohnten Weibchen außerhalb der Brutzeit, während neue Weibchen feindlich behandelt werden.

Die am Anfang der Arbeit beschriebenen Verhältnisse in einer tyrannisierten Männchenschar, deren jedes vor jedem, ja auch vor zugebrachten Weibchen sich ängstigt, obwohl es ausschließlich von dem Tyrannen etwas zu fürchten hat, sind nach der somit zweifelsfrei festgestellten Fähigkeit des persönlichen Erkennens so zu erklären, daß die differenzierte Wahrnehmung und Behandlung der Individuen durch die Erregung gesprengt wird. Verwandte Erscheinungen im Tier- und Menschenleben sind alltäglich. — Dagegen habe ich einen Fall aufgezeichnet, in dem ein frisch zugebrachtes, tyrannisiertes *sicula*-Männchen nur dem Tyrannen auswich. Es scheint also hier, wie oft, die größere Art die fähigere zu sein.

Von den 3 Gruppen der obengenannten Argumente setzen die beiden letzten, in denen das Gebissenwerden fremder Weibchen durch das Käfigmännchen und eingesessene Weibchen angeführt wird, ein stabiles Verhältnis zwischen den bisherigen Käfiginsassen voraus. Es ist dies

eine Stabilität, die eben erst dann auffällt, wenn sich zeigt, daß sie auf ein neu zukommendes Individuum nicht ausgedehnt wird.

Zum Schluß sei noch der einzige Fall erwähnt, in dem ein Männchen innerhalb der Fortpflanzungszeit (8. 6.) hintereinander 2 frisch zugesetzte fremde Weibchen nicht wie üblich zu begatten suchte, sondern, wie normalerweise außerhalb der Fortpflanzungszeit, bekämpfte. Es handelt sich um br ol ♂, welches das trächtige, br ♀ 1 nach eingehendem Bezüngen grob faßte, abschüttelte und wegwarf. Zur Kontrolle, ob vielleicht die Trächtigkeit dabei entscheidend war, wurde ein gerade zuvor begattetes ♀ zugesetzt, das aber die gleiche Behandlung erfuhr. Am nächsten Tag begattete dasselbe Männchen eines seiner ständigen Weibchen, das in der zwischenliegenden Nacht Eier abgelegt hatte. In anderen Fällen fügte sich br ol ♂ durchaus der Regel, die besagt, daß unbekannten Weibchen ein erhöhtes geschlechtliches Interesse entgegengebracht wird. So wurde, wohl durch Zusammentreffen außergewöhnlicher innerer Umstände, in diesem Ausnahmefall das äußere Bild eines eheähnlichen Verhältnisses zustande gebracht.

Auf die Frage nach den Merkmalen, nach denen das Individuum unterschieden wird, ist zunächst mit Sicherheit zu antworten, daß die chemischen Eigenschaften in letzter Instanz sehr wichtig sind. Die absichtliche Annäherung an neue Tiere aus einiger Entfernung spricht zwar sehr deutlich auch für optische Unterscheidung. Aber auch unter alten Bekannten bemerkt man fast regelmäßig bei zufälligen Begegnungen ein kurzes gegenseitiges Bezüngen.

Die teilweise Beschränkung der Reaktionen auf Artgleiche.

Schon in den ersten Tagen des April hatte ich Kenntnis von einer künftig sich zuverlässig bestätigenden Tatsache erhalten: Im allgemeinen Tumult der Tyrannei in einer *melisellensis*-Horde blieben Stücke von *sicula* ungeschoren. Damals ließen sich die meiste Zeit über nur der Tyrann, 2 Weibchen und 2 *sicula* außerhalb des Versteckes blicken. Es geht daraus gleichzeitig hervor, daß die *sicula*, da nicht angegriffen, auch frei von Furcht waren. Am eindrucksvollsten aber war das untereinander reibungslose Funktionieren von 2 Tyranneisystemen im gleichen Käfig. Beide Tyrannen (♂ 1 und ein kräftiges, seinen Kollegen von der Nachbarart wohl 2mal aufwiegendes *sicula*-Männchen von der Insel Figarola) haben mehrfach Beweise ihrer Raufstärke gegen gleichartige Männchen abgelegt, gegenseitig waren sie von absoluter Indifferenz, und zwar von Anfang an. Übergriffe waren festzustellen von seiten des *sicula*-Weibchens, das manchmal die 2 schwächeren *mel.*-Weibchen verfolgte und biß. Auch ein Begattungsgriff von seiten des *sic.*-Männchens nach einem *mel.*-Weibchen wurde beobachtet.

Bei anderen Käfiggemeinschaften waren die Beziehungen nicht so streng getrennt, besonders war ol ♂ 1 oft, wenn auch gleichsam gedämpft

aggressiv gegenüber *sicula*-Männchen. Und zwar entstand der Eindruck, daß die „Dämpfung“ im letzten Augenblick vor dem Zubeißen wirksam wurde, wodurch die Vermutung entsteht, daß die in diesem Augenblick einsetzende chemische Nahwahrnehmung noch einmal hemmend wirkt.

Die wirksamste Durchbrechung der artlichen Trennung der Beziehungen war eine Kreuzbegattung, die ♂ 2 mit einem vorjährigen *sicula*-♀ ausführte. Man erkennt hieran und an den vorher genannten Fällen, daß auch die Eidechsen der benachbarten Art, so sie überhaupt beachtet werden, im allgemeinen geschlechtsgemäß behandelt werden. Durchbrechungen auch dieser Regel lieferte ol ♂ 1.

Auch MERTENS erwähnt gelegentlich Beschreibung der Kämpfe von *L. lilfordi* die relative Verträglichkeit gegenüber anderen Arten. Auch in Liebhaberkreisen scheinen diese Verhältnisse bekannt zu sein.

Zusammenfassung.

Eingangs werden beschrieben: Die Imponierhaltung, Ausdruck der Angriffslust, und das Treteln, Ausdruck der Unterlegenheit. Beide Gesten kommen sowohl beim Kämpfen als auch gegenüber dem Geschlechtspartner zur Anwendung. Jedoch ist die Imponierhaltung des Männchens gegenüber dem umworbenen Weibchen offenbar ein Rest von Feindseligkeit, denn sie fällt bei gut miteinander bekannten Paaren weg.

Von mehreren zusammengesperrten Männchen bekämpft eines alle übrigen, eine Rangordnung innerhalb der Unterlegenen besteht nicht. Eingesessenheit im Terrain erhöht die Kampftüchtigkeit. Auch manche Weibchen kämpfen miteinander; desgleichen Junge ab frühester Jugend.

Außerhalb der Fortpflanzungszeit werden Weibchen von den Männchen zwar auch feindselig behandelt, aber dennoch in anderer Weise als Männchen. Das Bekämpfen ist weniger heftig, und in wenigen Tagen findet ein friedliches Aneinandergewöhnen statt, was gegenüber Männchen niemals eintritt.

Die Weibchen wirken bei der Paarung und Paarungseinleitung nie aktiv mit, doch fallen ihre Abwehrmaßnahmen gegen das zwecks Begattung zugreifende Männchen verschieden heftig aus, wodurch sie sehr wahrscheinlich den Erfolg der Begattungsbemühungen beeinflussen können. Auf statistischem Wege wird nachgewiesen, daß die Begattungen in die erste Hälfte eines Zeitraumes zwischen 2 Eiablagen fallen, oft sogar den Eiablagen ganz kurz nachfolgen.

Der rote Bauch der männlichen *L. melisellensis* ist ein Merkmal für die Geschlechtsunterscheidung, aber vielleicht ein erlerntes. Die Unterscheidung der Geschlechter auf Grund anderer optischer Merkmale ist bei *sicula* nachgewiesen. Außerdem wird das Erkennen des Geschlechts auf chemorezeptorischem Wege geleistet. Die Geschlechtsunterscheidung mit den daran geknüpften Handlungsfolgen — Kampf oder Paarung —

steht und fällt also in diesem Falle nicht mit einem einzelnen Kennzeichen. Auch das Ineinandergreifen oder Aufeinanderstoßen von Handlungsschemen ist nicht maßgebend; ein Männchen erkennt ein anderes als solches in jeder Lebenslage, sowohl in Imponierhaltung als auch bei indifferentem Verhalten und sogar wenn es ausweicht.

Die Eidechsen lernen sich persönlich kennen. Es bilden sich durch Aneinandergewöhnen Duldungsfreundschaften, während neu hinzutretende Individuen feindlich behandelt werden.

Die Reaktionen aus dem Bereich der Paarbildung und des Kämpfens sprechen auf Angehörige anderer Arten nur sehr beschränkt an.

Nachtrag bei der Korrektur. Inzwischen hatte Herr EVANS die Freundlichkeit, mir nicht nur die zitierten, sondern auch andere seiner Schriften zuzusenden, darunter die sehr interessante Arbeit: Territorial behavior of normal and castrated females of *Anolis carolinensis*. J. gen. Psychol. 49, 49 (1936). Hier wird das Kämpfen normaler Weibchen, die isoliert untergebracht wurden, als regelmäßig festgestellt, jedoch sind Kampflost und -erfolg bei Kastrat-♀♀ größer; man vergleiche hierzu das in der vorliegenden Arbeit über Kämpfe der ♀♀ und Jungen Gesagte. — Es sei hervorgehoben, daß die Ergebnisse EVANS' an sehr sorgfältig gepflegten Tieren gewonnen wurden.

Schrifttum.

- Evans, L. T.: A study of social hierarchy in the lizard *Anolis carolinensis*. J. genet. Psychol. 48, 88 (1936). — Behavior of castrated lizards. J. genet. Psychol. 48, 217 (1936). — Glückselig, Ch.: Einige Beobachtungen über das Leben der Eidechsen. Verh. zool.-bot. Ges. Wien 13, 1133 (1863). — Heinroth, O.: Beiträge zur Biologie, namentlich Ethologie und Psychologie der Anathiden. Verh. 5. internat. Ornithol.kongr. Berlin 1911. — Hiltzheimer, M.: Herpetologisches aus dem Elsaß. Bl. Aquar.kde 21. Zit. nach Noble und Bradley. — Howard, E.: An introduction to bird behavior. Cambridge 1928. — Kahmann, H.: Sinnesphysiologische Studien an Reptilien. I. Experimentelle Untersuchungen über das Jakobsonsche Organ der Eidechsen und Schlangen. Zool. Jb., Physiol. 51, 173 (1932). — Kammerer, P.: Der Artenwandel auf Inseln. Wien und Leipzig 1926. — Klingelhöffer, W.: Terrarienkunde. Stuttgart 1931. — Lißmann, H.: Die Umwelt des Kampffisches (*Betta splendens* Regan). Z. vergl. Physiol. 18, 65 (1933). — Lorenz, K.: Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. J. f. Ornithol. 83, 138, 290 (1935). — Mertens, R.: Pityusen- und Balearen-Eidechsen in Gefangenschaft. Bl. Aquar.kde 33, 136 (1922). — Mortensen, Chr. C.: Die Begattung der *Lacerta vivipara*. Jacqu. Zool. Anz. 10, 461 (1887). — Noble, G. K. and H. T. Bradley: The mating behavior of lizards; its bearing in the theory of sexual selection. Ann. New York Acad. Sci. 35, Art. 2 (1933). — Peracca, M. G.: Osservazioni sulla riproduzione della *Iguana tuberculata* Laur. Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino 6, No 110. — Verwey, J.: Die Paarungsbiologie des Fischreiher. Zool. Jb. Physiol. 48, 1 (1930). — Wagner, H.: Über den Farbensinn der Eidechsen. Z. vergl. Physiol. 18, 378 (1933). — Wunder, W.: Experimentelle Untersuchungen am dreistachligen Stichling (*Gasterosteus aculeatus* L.) während der Laichzeit. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 16, 453 (1930).

Autorenverzeichnis.

- BAUS, ALOIS. Die Reduktion der Flügel und Flügelsinneskuppeln bei Lepidopteren. S. 1.
- BECKER, ERICH. Über das Pterinpigment bei Insekten und die Färbung und Zeichnung von *Vespa* im besonderen. S. 672.
- EIDMANN, H. Die Gäste und Gastverhältnisse der Blattschneiderameise *Atta sexdens* L. S. 391.
- FORTNER, GERTRUD. Zur Ernährungsfrage der *Simulium*-Larve. S. 360.
- V. FRANKENBERG, G. Die „Selbstamputation“ der Eintagsfliegen. S. 384.
- GERHARDT, ULRICH. Weitere Untersuchungen zur Sexualbiologie der Limaciden. S. 518.
- HÖRST, WILHELM. Die Begattungsbiologie der Grille *Oecanthus pellucens* Scopoli. S. 227.
- JAWŁOWSKI, H. Über den Gehirnbau der Käfer. S. 67.
- KÄLIN, J. A. Über Skeletanomalien bei Crocodiliden. S. 327.
- KOCH, ANTON. Symbiosestudien. I. Die Symbiose des Splintkäfers, *Lyctus linearis* Goeze. S. 92.
- Symbiosestudien. II. Experimentelle Untersuchungen an *Oryzaephilus surinamensis* L. (Cucujidae, Coleopt.). S. 137.
- KRAMER, GUSTAV. Beobachtungen über Paarungsbiologie und soziales Verhalten von Mauereidechsen. S. 752.
- LÖHRL, HANS. Der Winterschlaf von *Nyctalus noctula* Schreb. auf Grund von Beobachtungen am Winterschlafplatz. S. 47.
- PETERS, HANS. Studien am Netz der Kreuzspinne (*Aranea diadema*). I. Die Grundstruktur des Netzes und Beziehungen zum Bauplan des Spinnenkörpers. S. 613.
- PROFFT, JOACHIM. Beiträge zur Symbiose der Aphiden und Psylliden. S. 289.
- REISINGER, ERICH. Suktorien und Urodelen in symphoristischer Vergesellschaftung. S. 348.
- SCHMIDT, G. A. Vergleichend embryologische Studien über die Typen der Embryonalanpassungen bei Hirudineen und Nemertinen. S. 650.
- SCHOMANN, HANS. Die Symbiose der Bockkäfer. S. 542.
- SCHULTZE, WILHELM. Über das Riechvermögen und den Bau des Geruchsorgans von *Triton vulgaris* vor und nach der Metamorphose. S. 463.
- SCHULZE, PAUL. Trilobita, Xiphosura, Acarina. Eine morphologische Untersuchung über Plangleichheit zwischen Trilobiten und Spinnentieren. S. 181.
- STEINER, P. Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie und Morphologie des Genitalapparates von *Boreus hiemalis* L. S. 276.
- WEYRAUCH, WOLFGANG. Wie entsteht ein Wespennest? II. Teil. Experimentelle Analyse des Verhaltens von *Vespa germanica* F. und *Vespa vulgaris* L. beim Bau der Hülle ihres Nestes. Teil C. Die Nesthülle als Ganzes. S. 492.

Aufnahmebedingungen.

I. Sachliche Anforderungen.

1. Der Inhalt der Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören.
2. Die Arbeit muß wissenschaftlich wertvoll sein und Neues bringen. Bloße Bestätigungen bereits anerkannter Befunde können, wenn überhaupt, nur in kürzester Form aufgenommen werden. Dasselbe gilt von Versuchen und Beobachtungen, die ein positives Resultat nicht ergeben haben. Arbeiten rein referierenden Inhalts werden abgelehnt, vorläufige Mitteilungen nur ausnahmsweise aufgenommen. Polemiken sind zu vermeiden, kurze Richtigstellung der Tatsbestände ist zulässig. Aufsätze spekulativen Inhalts sind nur dann geeignet, wenn sie durch neue Gesichtspunkte die Forschung anregen.

II. Formelle Anforderungen.

1. Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben sein. Die Abbildungsvorlagen sind auf besonderen Blättern einzuliefern. Diktierte Arbeiten bedürfen der stilistischen Durcharbeitung zur Vermeidung von weitschweifiger und unsorgfältiger Darstellung. Absätze sind nur zulässig, wenn sie neue Gedankengänge bezeichnen.

2. Die Arbeiten müssen *kurz* und in gutem Deutsch geschrieben sein. Arbeiten in den anderen Kongreßsprachen können nur aufgenommen werden, wenn es sich um die Muttersprache des Autors handelt. Ausführliche historische Einleitungen sind zu vermeiden. Die Fragestellung kann durch wenige Sätze klargelegt werden. Der Anschluß an frühere Behandlungen des Themas ist durch Hinweis auf die letzten Literaturzusammenstellungen (in Monographien, „Ergebnissen“, Handbüchern) herzustellen.

3. Der Weg, auf dem die Resultate gewonnen wurden, muß klar erkennbar sein; jedoch hat eine ausführliche Darstellung der Methodik nur dann Wert, wenn sie wesentlich Neues enthält.

4. Jeder Arbeit ist eine kurze Zusammenstellung (höchstens 1 Seite) der wesentlichen Ergebnisse anzufügen.

5. Von jeder Versuchsart bzw. jedem Tatsachenbestand ist in der Regel nur *ein* Protokoll im Telegrammstil als Beispiel in knappster Form mitzuteilen. Das übrige Beweismaterial kann im Text oder, wenn dies nicht zu umgehen ist, in Tabellenform gebracht werden; dabei müssen aber zu umfangreiche tabellarische Zusammenstellungen unbedingt vermieden werden¹.

6. Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken. Entscheidend für die Frage, ob Bild oder Text, ist im Zweifelsfall die Platzersparnis. Kurze, aber erschöpfende Figurenunterschrift erübrigt nochmalige Beschreibung im Text. Für jede Versuchsart, jedes Präparat ist nur *ein* gleichartiges Bild, Kurve u. ä. zulässig. Unzulässig ist im allgemeinen die *doppelte* Darstellung in Tabelle und Kurve. *Farbige* Bilder können nur in seltenen Ausnahmefällen Aufnahme finden, auch wenn sie wichtig sind. Didaktische Gesichtspunkte bleiben hierbei außer Betracht, da die Aufsätze in den Archiven nicht von Anfängern gelesen werden.

7. Die Beschreibung von Methodik, Protokollen und anderen weniger wichtigen Teilen ist für *Kleindruck* vorzumerken. Die Lesbarkeit des Wesentlichen wird hierdurch gehoben.

8. Das Zerlegen einer Arbeit in mehrere Mitteilungen zwecks Erweckung des Anscheins größerer Kürze ist unzulässig.

9. Doppeltitel sind aus bibliographischen Gründen unerwünscht. Das gilt insbesondere, wenn die Autoren in Ober- und Untertitel einer Arbeit nicht die gleichen sind.

10. An *Dissertationen*, soweit deren Aufnahme überhaupt zulässig erscheint, werden nach Form und Inhalt dieselben Anforderungen gestellt wie an andere Arbeiten. Danksgungen an Institutsleiter, Dozenten usw. werden nicht abgedruckt. Zulässig hingegen sind einzeilige Fußnoten mit der Mitteilung, wer die Arbeit angeregt und geleitet oder wer die Mittel dazu gegeben hat. *Festschriften* und *Monographien* gehören nicht in den Rahmen einer Zeitschrift.

¹ Es wird empfohlen, durch eine Fußnote darauf hinzuweisen, in welchem Institut das gesamte Beweismaterial eingesehen oder angefordert werden kann.

JOURNAL OF MORPHOLOGY

PUBLISHED QUARTERLY BY
THE WISTAR INSTITUTE OF ANATOMY AND BIOLOGY

Volume 60, No. 1 — December 5, 1936

Contents:

F. C. SAUER. The interkinetic migration of embryonic epithelial nuclei. Eleven figures.	1
H. W. CHALKLEY. The behavior of the karyosome and the "peripheral chromatin" during mitosis and interkinesis in <i>Amoeba proteus</i> with particular reference to the morphologic distribution of nucleic acid as indicated by the Feulgen reaction. Seven figures	13
THEODORE H. EATON, jr. The myology of salamanders with particular reference to <i>Dicamptodon ensatus</i> (Eschscholtz). I. Muscles of the head. Five text figures and one plate (two figures)	31
IRVING H. BLAKE. Studies on the comparative histology of the digestive tube of certain teleost fishes. III. A bottom-feeding fish, the sea robin (<i>Prionotus carolinus</i>). Seven figures	77
N. L. BENNINGTON. Germ cell origin and spermatogenesis in the Siamese fighting fish, <i>Betta splendens</i> . Six plates (fifty-four figures)	103
ELIZABETH L. SAWYER. The cytology of the hypophysis cerebri of the bat. Two text figures and three plates (twenty-eight figures)	127
VICTOR BADEN. Embryology of the nervous system in the grasshopper, <i>Melanoplus differentialis</i> (Acrididae; Orthoptera). Four plates (twenty-seven figures)	159
E. A. ANDREWS. Spermatophores of the snail <i>Neritina reclivata</i> . One plate (nine figures)	191
F. H. WILSON. The segmentation of the abdomen of <i>Lipeurus heterographus</i> Nitzsch (Mallophaga). Five figures	211
RALPH JUDSON BUSHNELL. The development and metamorphosis of the mid-intestinal epithelium of <i>Acanthoscelides obtectus</i> (Say) (Coleoptera). Two plates (twenty-nine figures)	221
ARTHUR COHEN and N. J. BERRILL. Cell division and differentiation in the growth of specialized vertebrate tissues. Seven figures	243
GLENN C. DILDINE. Studies in teleostean reproduction. I. Embryonic hermaphroditism in <i>Lebistes reticulatus</i> . Two plates (seven figures)	261
JOHN ANDREW CAMERON. The bodies of Eberth as a source of connective tissue ground substance in <i>Rana catesbiana</i> , Shaw. One plate (six figures)	279
A. BRAZIER HOWELL. Phylogeny of the distal musculature of the pectoral appendage. Three figures	287

Zu beziehen durch die

HIRSCHWALDSCHES BUCHHANDLUNG
BERLIN NW 7 / Unter den Linden 60

Vergleichend-Physiologisches Praktikum

Mit besonderer Berücksichtigung der niederen Tiere

Von

Prof. Dr. **W. v. Buddenbrock** und Dr. **G. v. Studnitz**

Halle

Halle

Mit 43 Abbildungen. VI, 127 Seiten, 1936. RM 9.60

VERLAG VON JULIUS SPRINGER IN BERLIN

Sämtliche in diesem Heft angezeigten Bücher sind durch alle Buchhandlungen zu beziehen.

Hierzu eine Bellage vom Verlag Julius Springer in Berlin.

Verlag von Julius Springer in Berlin. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz A.G., Würzburg
Printed in Germany.